

Die Hautzeichnungen der Schlangen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Marianne von Harnack

aus Berlin

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

1953

Genehmigt von der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag
der Herren Professoren Dr. *A. Portmann* und Dr. *E. Handschin*

Basel, den 17. Juni 1952

Prof. Dr. *W. Kuhn*, Dekan



Sonderdruck aus „Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere“
41. Band, 5./6. Heft, 1953, Seite 513—573
Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

DIE HAUTZEICHNUNGEN DER SCHLANGEN.

Von

MARIANNE VON HARNACK.

Mit 129 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Oktober 1952.)

Inhalt.

	Seite
Vorwort	513
I. Historischer Überblick	514
II. Allgemeine Methodik	515
III. Spezielle Methodik	517
IV. Umfang des Materials und Arbeitsmethoden	519
V. Spezielle Untersuchungen	521
1. Die Familie der <i>Boidae</i>	522
a) Die Gattung <i>Python</i>	522
b) Die Gattung <i>Boa</i>	531
2. Die Familie der <i>Colubridae</i>	534
a) Die Gattung <i>Elaphe</i>	534
b) Die Gattung <i>Oligodon</i>	539
c) Die Gattung <i>Dipsas</i>	542
d) Die Gattungen <i>Sibynophis</i> und <i>Scaphiodontophis</i>	543
3. Die Gattung <i>Micrurus</i>	547
4. Die Gattungen <i>Homoroselaps</i> und <i>Pelamis</i>	552
5. Die Gattung <i>Bitis</i>	554
VI. Diskussion	559
1. Ableitung der drei Mustertypen und vermutliche Zusammenhänge der fünf Ausfärbungstypen	559
2. Jugendmuster	564
3. Die morphologische Bedeutung des Musters	565
4. Die ökologische Bedeutung des Musters	568
Zusammenfassung	570
Literatur	572

Vorwort.

Die vorliegende Untersuchung gehört in einen Kreis von Arbeiten, die an der Zoologischen Anstalt in Basel durchgeführt werden und vergleichend morphologische Fragen der äußeren Gestaltung von Tieren verfolgen.

Die Aufgabe dieser Arbeit bestand darin, die Hautzeichnungen der Schlangen zu vergleichen. Die Muster wurden gezeichnet oder photographiert und nach Gruppen größerer Ähnlichkeit geordnet. Aus fünf Familien (*Boidae*, *Colubridae*, *Elapidae*, *Hydrophiidae*, *Viperidae*) wurden 10 Gattungen mit reichen Musterbildungen ausgesucht. Die übrigen 4 Familien (*Anilidae*, *Uropeltidae*, *Xenopeltidae*, *Typhlopidae*) der

Schlangen weisen Gattungen auf, deren Arten meist in der Erde leben und die zum großen Teil einfarbig dunkel sind oder sehr unregelmäßige Zeichnungen besitzen.

In den Abbildungen sind die Muster soweit nach ihren Grauwerten wiedergegeben, als es zum Verständnis der Interpretation notwendig ist. Grenzflächenfärbung wird nicht in allen Fällen berücksichtigt. Bei den meisten Mustern sind die a-, b- und c-Zonen oben angegeben.

Bei den *Micrurus*-Arten bedeuten: Schwarz = schwarze Farbe, punktiert = rote Farbe, weiß = gelbe Farbe. Mit „d“ ist die Dorsal- und mit „v“ die Ventralseite bezeichnet.

Im Verzeichnis der Abbildungen folgt nach dem Namen der Schlange, Eingangsnummer, Fundort und Länge. Letztere gibt an, inwieweit es sich um juvenile oder adulte Stadien handelt. Gegebenenfalls ist die Körperzone, in der sich das Muster findet, angegeben. Zwei oder drei Abbildungen übereinander angeordnet zeigen die Abwandlung eines Musters in verschiedenen Körperzonen. Soweit nicht anders angegeben, bedeuten in der Legende: *v* vorn, *m* Mitte, *h* hinten.

Herrn Professor Dr. A. PORTMANN danke ich für den Hinweis auf das Thema, seine vielseitige Hilfe und seine lebhafte Anteilnahme am Fortgang dieser Arbeit. Für das freundliche Entgegenkommen, das ich überall bei der Auswertung der Sammlungen erfahren durfte, bin ich Herrn Professor Dr. E. HANDSCHIN und Herrn Dr. L. FORCART am Natur-Historischen Museum in Basel, Herrn Professor Dr. R. MERTENS am Senckenbergischen Museum in Frankfurt und den Herren Professor G. R. DE BEER und Dr. H. W. PARKER am Britischen Museum in London zu großem Dank verpflichtet.

I. Historischer Überblick.

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts wurden von ZENNECK, EIMER, VAN RYNBERK, HAECKER u. a. Untersuchungen über die entwicklungsphysiologischen Vorgänge, die zur Bildung von Mustern bei Reptilien, Vögeln, Säugern u. a. führen, angestellt. Die auffallende Regelmäßigkeit gewisser Muster veranlaßte die Untersucher damals anzunehmen, ein anderes regelmäßiges Organsystem sei die „Ursache“ für die räumliche Pigmentverteilung. So suchte z. B. VAN RYNBERK die Entstehung der Querstreifenzeichnung bei Zebras auf die Innervationsverhältnisse der Haut zurückzuführen. Andere Forscher brachten das embryonale Gefäßsystem, die zuerst erscheinenden Haaranlagen oder die allgemeine Körpermetamerie in Beziehung zu den Mustern. Dieser Erklärungsversuch ging von der Leitidee aus, daß die Zeichnung nicht so lebenswichtig sei wie andere Merkmale, daß sie deshalb sehr wohl bloße „Folge“ von wichtigeren Prozessen sein könnte. Dem entgegen sprach GROSSER (1906) den Satz aus, daß die Hautzeichnung der Wirbeltiere ihren eigenen Gesetzen folge, unbekümmert um die Metamerie. V. HAECKER (1918) führte dazu weiter aus: „Es ist daher nach einem noch allgemeineren übergeordneten Prinzip zu suchen, von welchem aus auch diejenigen besonderen Fälle eine Erklärung finden, in denen tatsächlich eine enge Beziehung zwischen Zeichnung und Metamerie besteht. Dieses allgemeine Prinzip ist aber, wie ich glaube, das ausgesprochen rhythmische Wachstum flächenhafter Organe, verbunden mit rhythmischer Differenzierung, in unserem Fall der Wachstums-Teilungsrhythmus der Haut, der manchmal in Korrelation mit dem Wachstumsrhythmus der Metameren steht, manchmal aber auch in weitem Umfang autonom ist.“

In den letzten Jahren wurden experimentelle Untersuchungen über die Determinationen der Muster an Amphibien und Vögeln vorgenommen. Man kann annehmen, daß die dort gefundenen grundsätzlichen Verhältnisse ebenso für die Reptilien zutreffen.

Die Melanophoren aller Wirbeltiere entstammen der Neuralleiste. Und zwar wandern sie im undifferenzierten, farblosen Zustand durch den Körper. Das Einsetzen ihrer Pigmentproduktion kann durch einen bestimmten Zustand der Melanophoren selbst oder durch einen des sie umgebenden Gewebes ausgelöst werden. Dieser Zustand kann durch verschiedenerlei innere Faktoren, wie Hormone, Vitamine oder äußere, wie Temperatur, Licht beeinflusst werden. Die spezifische Antwort der Melanophoren steht aber immer mit ihrer genetischen Konstitution in Übereinstimmung. (Nach RAWLES 1950.)

Abgesehen davon, daß sich ein großer Teil der Erklärungsversuche nicht bestätigen ließ, sind wir der Ansicht, daß man bei einer derartigen Fragestellung lediglich eine Analyse der ontogenetischen Faktoren erhält. Dem ausgebildeten Muster wurde in früheren Untersuchungen meist nur in solchen Fällen eine Funktion zugestanden, in denen man es als Schutz- bzw. Warnfärbung verstehen konnte. Solche Muster galten als zufälliges Nebenresultat mannigfaltiger Ausfärbungsweisen, die ihres Selektionswertes wegen erhalten geblieben waren. Die Muster wurden als eine Art Konservierung eines vorübergehenden ontogenetisch-physiologischen Zustandes im adulten Tier angesehen. Die Eigenart der Muster blieb bei dieser Betrachtung unberücksichtigt, es hatte keinen „Eigenwert“. Wir wollen versuchen, dagegen unseren Standpunkt durch einen Vergleich deutlich zu machen.

II. Allgemeine Methodik.

Den spezifischen Bau (gemeint ist: die spezifische räumliche Anordnung verschiedener Teile) des Auges, z. B. eines Säugetieres, können wir als einen Lichtsinnesapparat auffassen, der zu einer bestimmten Leistung für seinen Träger geeignet ist: Wir begreifen ihn als Konstruktion, d. h. als funktionstüchtiges Gebilde.

Analog können wir die spezifische, räumliche Pigmentverteilung (Zeichnung) in der Haut einer Schlange gegebenenfalls als geometrische (nicht technische) Konstruktion auffassen (z. B. als Muster), die geeignet ist ihrem Träger zu einer bestimmten Ausdrucksform zu verhelfen¹. Mithin könnte das Muster als ein „Organ des Äußeren“ bezeichnet werden, und Ausdrucksform zu bewirken, könnte eine besondere Funktion eines Musters sein.

Ebenso wie man Augen geringerer Leistungsfähigkeit (im Vergleich zu den höchstentwickelten) als primitiv auffaßt, kann man verschiedene Arten von Mustern als primitiv bzw. hochentwickelt bezeichnen, wenn sie einen niedrigen oder hohen Grad von Ausdrucksform bewirken.

¹ Daß eine geometrische Konstruktion als geeignet angesehen wird, gerade Ausdrucksform hervorzubringen, liegt in unserem Fall daran, daß sie Symmetrie enthält. — In diesem Zusammenhang möchte lediglich daran erinnert werden, daß „Symmetrie“ mehr einschließt als rein Geometrisches. L. WOLF (1949) definiert: „Symmetrie ist gegeben im (schönen) Verhältnis des Teiles zum Teil und der Teile zum Ganzen; sie äußert sich in der (räumlichen oder zeitlichen) Wiederholung gleichartiger Elemente, Motive oder Verhalten.“

Allgemein kann man somit sagen: die Mannigfaltigkeit von Eigenarten, als die uns die Muster erscheinen, nehmen wir nicht als eine Vielfalt von Zufälligkeiten, sondern als das Ergebnis von *Gestaltungsprinzipien*. Letztere drücken sich aus im Korrespondieren von Organisation und Muster, ebenso wie wir den Bau eines Sinnesorgans als Ergebnis von Organisationsprinzipien auffassen, die sich im Korrespondieren der Organisation einer Tierart und dem spezifischen Bau ihrer Sinnesorgane ausdrücken. Solche Gestaltungsprinzipien aufzuzeigen, betrachten wir als eine der Aufgaben der Morphologie.

Offenbar taucht schon bei WERNER (1890) ein solcher Gedanke auf, wenn er darauf hinweist, daß man von Homologien nicht nur bei inneren Organen, sondern auch bei Zeichnungen sprechen könne. Dies wird von WETTSTEIN (1929) noch präziser mit den Worten ausgedrückt: „Vor allem hat es den Anschein, daß für die Hautzeichnung dieselben Gesetze gelten wie für Organe. Ich sah mich . . . gezwungen, Ausdrücke wie z. B. Irreversibilität, Homologie, die sonst nur auf Organe angewendet werden, auch auf die Hautzeichnung . . . anzuwenden. Es kommt also den einzelnen Hautzeichnungselementen der genetische Wert von Organen zu.“

Die Funktion des Musters darf demnach nicht zu einfach gesehen werden. Sie besteht nicht nur in Rollen wie Schutz- oder Warnfarbe, sondern hat auch die Rolle des Artmerkmals. Daher betonen z. B. PORTMANN oder BUYTENDIJK am Muster dessen „Darstellungswert“ oder „Demonstrativen Seinswert“. Diese Begriffe „wollen das Augenmerk auf eine wesentliche Bedeutung der äußeren Gestalt hinlenken, die allzuoft im Suchen nach unmittelbar lebensnotwendigen Funktionen übersehen worden ist“ (PORTMANN, 1948).

Nach allem, was man heute über Entstehung von Mustern bei Zebras und anderen Tieren weiß, muß man zugeben, daß derartige Muster eine ihnen allein innewohnende Gesetzmäßigkeit haben, die keine unmittelbare physiologische Beziehung zu anderen Organsystemen aufweist. Sie werden durch ein planmäßiges Zusammenwirken von entwicklungsphysiologischen Prozessen gebildet, die nur aus sich heraus verstanden werden können, d. h. als Prozesse, die darauf gerichtet sind, dieses „Organ des Äußeren“ zu bilden. So liegt es nahe, sie als ein besonderes Organ aufzufassen, dessen Charakteristikum die Entstehung einer regelmäßigen, oft hochkomplizierten Pigmentverteilung ist.

Da das Muster als Ausdrucksform nur durch (optisches) Wahrgenommenwerden wirksam werden kann, spricht man auch von seiner „Visuellen Struktur“. Dieser Begriff ist aus dem von SÜFFERT geprägten Ausdruck „Visuelle Anpassung“ hervorgegangen. Visuelle Anpassung nennt er allgemein „jede Einrichtung an einem Organismus, deren Funktion in einer visuellen Wirkung besteht, d. h. in der Wirkung auf einen anderen Organismus — natürlich zugunsten des die Einrichtung aufweisenden Organismus entweder des Individuums oder der Art.“ Man geht von der Annahme aus, daß das Muster in geeigneter Weise

darauffin konstruiert ist, im normalen Lebensraum von anderen Lebewesen gleicher oder verschiedener Art *gesehen* oder auch *nicht gesehen* zu werden. Demnach kann man zwei Ausbildungsweisen der optischen Gestaltmerkmale unterscheiden: die *semantischen* (auffallenden) Muster und die *kryptischen* (verbergenden) Muster (PORTMANN). Die Gliederung COTTs in aposematische und disruptive Muster entspricht den gleichen Verhältnissen. Je nach der Art der Umwelt fällt ein Muster in diese oder in jene Kategorie. Beide Arten von Mustern kann man aus einer einfacheren Erscheinungsform hervorgegangen denken: der optisch indifferenten, d. h. der keinem optischen Sinnesorgan zugeordneten Muster. Diese indifferente Erscheinungsform ist offenbar primär, man findet sie auch häufig in systematisch tiefstehenden Familien und bei vorwiegend olfaktorisch sich orientierenden Gruppen. Sie ist bisher in der vergleichenden Forschung zu wenig beachtet worden, weil die Tendenz besteht, jedes Muster in die Kategorie des Auffälligen oder des Verborgenen einzuordnen.

III. Spezielle Methodik.

Die Schlangen bieten für die Untersuchung von Mustern manche günstige Bedingung. Ihr langgestreckter Körper, der sich in seinem Bewegungsapparat aus einer großen Anzahl von homonomen Abschnitten, den Metameren und den Wirbeln des Achsenskelettes aufbaut, ferner das Fehlen von Extremitäten erlauben eine streifenornamentähnliche Ausbildung von Mustern offenbar besonders gut. Im Gegensatz zu den Fischen, bei denen die Seitenansicht dominiert, tritt bei den Schlangen im Zusammenhang mit ihrer Längenausdehnung außerdem ein Körperquerschnitt auf, der eine allseitige Ausdehnung der Zeichnungen auf den Dorsal-, Ventral- und den beiden Lateralf Flächen erlaubt. Der Querschnitt der Schlangen ist meist rund, kann aber auch viereckig oder dreieckig sein, stets sind seine Seiten aber mehr oder weniger gleich ausgedehnt. Daß die Ausbreitung der Zeichnungen schließlich auf die „Oberseite“ (= alle diejenigen Körperflächen, die bei normaler Haltung sichtbar sind) beschränkt ist, ist ein weiterer wichtiger Umstand. Die systematische Stellung der Schlangen ist entwicklungsgeschichtlich ziemlich sicher zu deuten: sie sind als sekundär hochentwickelte Squamaten aufzufassen. Es wäre deshalb denkbar, daß komplizierte Pigmentverteilungen Ausdruck einer hohen Entwicklungsstufe wären. Daß die hochentwickelten Wirbeltiere zwar ebenfalls komplizierte Weisen der Pigmentverteilung zeigen, jedoch die Regelmäßigkeit und Symmetrie nicht besitzen, hängt offenbar damit zusammen, daß sie eine weniger regelmäßige Körperform haben und daß die lateralen Körperanhänge die Zeichnung „stören“. Dies kann man besonders gut bei Eidechsen sehen, die im Mittelabschnitt des Rumpfes sehr wohl symmetrische Muster

haben, die aber in der Gegend der Extremitäten unregelmäßig werden. Dasselbe trifft bei den Schlangen stets für den Kopf zu, meistens auch für den Schwanz. Auch Säuger mit hochgradig regelmäßiger Zeichnung wie das Zebra, zeigen einen Einfluß der Extremitäten auf das Muster sehr deutlich. Entsprechendes ist bei den geschwänzten und schwanzlosen Amphibien allgemein festzustellen.

Inwieweit man bei den Schlangen aus ökologischen und ethologischen Gründen von „visueller Struktur“ sprechen kann, ist bis jetzt noch nicht untersucht worden. Die Tatsache, daß bei der im Boden lebenden, systematisch tiefstehenden Familie der *Typhlopiden* keine oder nur geringe Zeichnungen vorkommen, weist darauf hin, daß bei ihnen eine visuelle Funktion fehlt, während der Umstand, daß bei den am Tageslicht lebenden Schlangen fast immer nur die Dorsal- und Lateralfächen ein Muster zeigen, darauf hindeutet, daß hier visuelle Funktion vorhanden ist. Offenbar sind wie bei den Vögeln und Säugetieren die Zeichnungen der Schlangen stets auf den sichtbaren Teilen des Körpers ausgebildet, bzw. im sichtbaren Teil „visueller“, geometrischer. Diese Auffassung wird durch die Feststellung gestützt, daß bei im Boden verborgen lebenden Schlangen eine solche Musterung überhaupt nicht vorhanden ist.

Der Ausdruck „Pigmentverteilung“ ist ein physiologischer Begriff, dem der morphologische Begriff „Ausfärbungsweise“ gleichgesetzt wird. Als „Zeichnungen“ werden alle Arten von inhomogenen Pigmentverteilungen — unabhängig von ihrer Anordnung — verstanden. Im Gegensatz zu diesen stehen die homogenen Pigmentverteilungen (diffuse Ausbreitung des Pigments) aller einfarbigen Schlangen. Sie werden in dieser Arbeit nicht besonders behandelt. Soll bei einer Zeichnung angedeutet werden, daß die Pigmentverteilungen Symmetrien aufweisen, so sprechen wir von „Mustern“.

Ein Muster baut sich aus „Figuren“ über einem „Untergrund“ auf. Was als Figur und was als Untergrund definiert wird, richtet sich nach den Größenverhältnissen der beiden Flächen zueinander. Nicht die Farbtönung, sondern die Gestaltqualität einer geschlossenen, aber beliebig geformten Struktur wird als Figur auf einer größeren Fläche empfunden. Daß die Wahrnehmung einer Fläche als Figur von dem Größenverhältnis der beiden Flächen Figur und Untergrund abhängig ist, erkennt man an den sogenannten doppeldeutigen Figuren. Dies sind Darstellungen, bei denen Figur und Untergrund gleiche Flächenanteile haben. Je nach dem Willen des Beschauers können „Untergrund“ und „Figur“ vertauscht werden. Wir werden später noch sehen, daß ein Wechsel von Figur und Untergrund im Längsverlauf des Musters einer Schlange vorkommen kann. Diese „Umkehr“ beruht auf einer Verschiebung der Flächenanteile von Figur und Untergrund (Python, Boa).

Allgemein ist bei Wirbeltieren die Ventralseite gegenüber der Dorsalseite heller getönt. Umgekehrte Färbung ist ein seltener Sonderfall. Bei Schlangen treten die Figuren meist in dunklen Farbtönen gegenüber einem helleren Untergrund auf und befinden sich ebenfalls auf der Dorsalfläche und den Lateralflächen. Sehr häufig werden sie von ihrem Untergrund durch Grenzfarbensteigerung hervorgehoben. Dies bedeutet, daß an den Stellen, an denen der Untergrund mit den Figuren zusammenstößt, eine Intensivierung der beiden angrenzenden Farben auftritt, d. h. es wird beispielsweise die dunkle Farbe zum Schwarz und die helle zum Weiß verstärkt.

Figuren sind — physiologisch gesehen — mehr oder weniger symmetrische Pigmentfelder, die ihre Form im Längsverlauf des Musters wiederholen und in mehr oder weniger symmetrischer Beziehung zueinander stehen. Wir bezeichnen sie deshalb im weiteren als *Musterelemente*.

Bei etwa 60% aller Schlangenarten erfolgen die Pigmentverteilungen in mehr oder weniger symmetrischen Anordnungen. Ganz natürlich finden sich bei Schlangen niemals symmetrische Muster im streng geometrischen Sinn. Handelt es sich doch um vital variierende Realisierung geometrischer Figuren. Wir schließen eine geringe Variation der Musterelemente und ihrer Anordnung und damit des Musters bei unseren Betrachtungen stets mit ein. Jedoch immer nur so weit, wie der Gesamteindruck des vorliegenden Musters mit einem streng geometrischen Muster übereinstimmt.

Allgemein ist festzustellen, daß das Auftreten der symmetrischen Bildungen an die bei natürlicher Haltung sichtbaren Körperteile (Oberseite) gebunden ist. Und zwar läßt eine statistische Aufstellung der dorsal-, lateral und ventral vorkommenden Pigmentfelder erkennen, daß der höchste Grad von Symmetrie in der dorsalen Gegend zu finden ist, sowohl in bezug auf ihre eigene Regelmäßigkeit wie auch auf ihre Stellung zueinander.

IV. Umfang des Materials und Arbeitsmethoden.

Für die vorliegende Arbeit wurden von den etwa 2500 Schlangenarten, die bis jetzt bekannt sind, 1200 Arten untersucht. Für die Auswahl meines Materials benutzte ich die Sammlungen des *Natur-Historischen Museums* in Basel, des *Senckenbergischen Museums* in Frankfurt a. M. und die des *Britischen Museums* in London. Insgesamt wurden 80 Schlangenmuster von der aus etwa 1000 Arten bestehenden Sammlung des Natur-Historischen Museums in Basel gezeichnet. Ich war bei meiner Auswahl bemüht, die verschiedenartigsten Kombinationen von Zeichnungen herauszugreifen. Und zwar habe ich jeweils nur einen mittleren Körperabschnitt genommen, dort, wo im allgemeinen die größte Regelmäßigkeit zu finden ist: die Ventralfläche wurde auf den Seiten hinzugefügt. Dadurch wurde die räumliche Gestalt des Schlangenkörpers in eine Ebene projiziert. Mit Ausnahme der Zeichnungen von den Schlangen der Gattung *Micrurus* wurden die Farben nur in ihrem Grauwert wiedergegeben. Dies scheint mir insofern berechtigt,

als für die Beurteilung des ornamentalen Charakters der Muster die Farben zunächst den geometrischen Formen nachgestellt werden können. Durch die Angabe des Grauwertes werden dieselben geometrischen Formen bezeichnet als auch in Farbe und Struktur mit bloßem Auge wahrzunehmen sind. Da diese Methode des Zeichnens einerseits als zu unvollständig (in bezug auf die Zeichnung der ganzen Schlange), andererseits zu langwierig war, um viele verschiedene Muster aufzunehmen, wurden von weiteren ausgewählten Schlangen die Dorsal- und eine Lateralseite, sowie in vielen Fällen auch die Ventralseite photographiert. Auf diese Weise ließen sich in Basel und Frankfurt etwa 220 Schlangenarten genauer erfassen. Auch hier versuchte ich möglichst viele verschiedene Zeichnungen festzuhalten, achtete aber auch darauf, von sehr stark in der Zeichnung variierenden Gattungen möglichst viele Arten aufzunehmen. So wurden verschiedene Gattungen aus Basel in der Artenzahl durch Material aus Frankfurt bereichert.

Weiter wurden noch ungefähr 1000 Arten aus Basel und Frankfurt in der Weise festgehalten, daß die Zeichnungen der Tiere in einem Protokoll kurz durch eine Beschreibung charakterisiert wurden. Dies ist insofern gerechtfertigt, als ich dieses Verfahren nur für solche Schlangen angewandt habe, deren Zeichnungen Charakteristica aufwiesen, die mir von solchen Schlangen bekannt waren, die ich bereits gezeichnet oder photographiert hatte und die an sich sehr häufig auftraten. Alle einfarbigen Schlangen wurden nur namentlich festgehalten. Sie umfassen ungefähr $\frac{1}{3}$ aller Untersuchten.

Der bis dahin gewonnene Überblick über die bei Schlangen vorkommenden Muster führte uns dazu, 10 Gattungen aus 5 Familien herauszugreifen, die besondere Vielfalt ihrer Muster zeigten. Diese Gattungen wurden am Britischen Museum in London besonders untersucht. Die Muster ihrer Arten wurden sowohl in ihren individuellen Unterschieden als auch in ihren verschiedenen Altersstadien durch Zeichnungen festgehalten. Bis auf ganz wenige Ausnahmen konnten von diesen 10 Gattungen alle Muster der bis jetzt bekannten Arten auf diese Weise untersucht werden.

Schwierigkeiten bei der Beurteilung der Zeichnungen bildet die Tatsache, daß die Farben durch das Liegen im Alkohol teilweise verblassen oder dunkeln und dadurch neue Kontraste entstehen können. Die Umrisse der Musterelemente bleiben aber erhalten, sie sind lediglich in manchen Fällen schwerer zu erkennen. Dadurch, daß die Schlangen im Alkohol gekrümmt erhärtet sind, ist es oft schwer im einzelnen zu entscheiden, wie die Zeichnung der Schlange im gestreckten Zustand aussieht. Berücksichtigt man die Verschiebung des Musters entsprechend der Verkrümmung des Körpers, so ist es jedoch mit einiger Übung sehr bald möglich, die für unsere Betrachtungen notwendigen Entscheidungen zu treffen. Der Gesamtverlauf des Körpers, der in den Photographien ja vollständig festgehalten ist, kommt hier der Beurteilung weitgehend entgegen. Kontrastverschiebungen, die durch das Photographieren entstehen, sind für das Negativ insofern zu kontrollieren, als für alle Schlangen derselbe Film¹ und dieselbe Belichtungszeit angewandt wurde. Kontrastverschiebungen, die durch verschiedenes Positivpapier oder durch verschiedene Belichtungszeiten beim Abziehen entstehen können, sind insofern unerheblich, als stets darauf geachtet wurde, ein gutes Abbild des gesamten Tieres zu geben und die Kontraste der Zeichnungen möglichst stark hervorzuheben. Vergleichsmöglichkeiten einzelner Bilder bestehen darin, daß alle vor dem gleichen Untergrund aufgenommen wurden, einer mit hellem Stoff bespannten Korkplatte, auf der die Schlangen möglichst entrollt festgesteckt wurden.

Eine Vergleichsmöglichkeit mit lebenden Schlangen bot sich für verschiedene Arten in den Zoologischen Gärten von Basel und London, sowie durch einige präparierte Häute.

¹ Panatomic X, Agfa-Isopan F 17/10 DIN.

Da ein umfassendes systematisches Werk über die Schlangen fehlt, ist es nicht möglich, eine vollständige Liste aller Schlangenarten dieser Arbeit zugrunde zu legen. Es ist jedoch zu erwarten, daß die Sammlungen der Museen von Basel und Frankfurt, welche seit einer Reihe von Jahrzehnten aus allen Teilen der Erde ergänzt werden, eine gleichmäßige Auswahl von Arten aus allen Schlangengattungen aufweisen. Hierfür spricht in starkem Maße, daß von den 1300 Arten der Senckenbergischen Sammlung in Frankfurt gegen die 1000 Arten der Sammlung des Natur-Historischen Museums in Basel nur 300 neue Arten sind. Dies bedeutet, daß die Auswahl aus sämtlichen Schlangenarten der Erde bei den beiden Museen ähnlich ist. Trotz der 300 weiteren Arten der Frankfurter Sammlung würden unsere Betrachtungen, wenn sie sich nur auf die eine oder die andere Sammlung stützten, ein sehr ähnliches bzw. das gleiche Bild ergeben.

V. Spezielle Untersuchungen.

Die erste Einteilung der Muster erfolgte in Gruppen größerer Ähnlichkeit. Die fünf *Ausfärbungstypen*:

1. *Einfarbigkeit*: dorsal dunkel, ventral hell oder (selten) vollständig dunkel.

2. *Schuppenzeichnung*: die Zeichnungen sind auf die Schuppen bezogen, nicht autonom.

Als *Mustertypen* lassen sich enger zusammenfassen:

3. Drei Paar *Längsfleckensysteme*: d. h. mehr oder weniger runde, dunkle Pigmentanhäufungen, die zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie (a) und in je zwei Systemen (b, c) auf den lateralen Flächen angeordnet sind.

4. *Längsstreifen*: die diesen Reihen entsprechen.

5. *Querstreifen*: die in beliebiger Zahl und in gleichmäßigen Abständen auf der Oberfläche bis an die Ventralschilder hinreichend verteilt sind.

Für einzelne Familien der Schlangen kann eine gewisse Häufigkeit dieses oder jenes Ausfärbungstyps charakteristisch sein. So besitzt z. B. die Familie der *Elapidae* viele einfarbige Arten und solche mit quer-gestreiften Mustern, unter den Arten der *Boidae* und *Viperidae* fehlen die ausgeprägten Längsstreifen. Für die *Viperidae* sind kompliziert geformte, bei einzelnen Arten ganz verschiedene, sehr symmetrische Musterelemente charakteristisch.

Querstreifen und Längsstreifen lassen sich nun von den Längsfleckensystemen ableiten. Im Laufe der speziellen Untersuchungen zeigten sich nämlich immer weitere Beziehungen zwischen diesen Mustertypen. Sie konnten unabhängig voneinander durch verschiedene Betrachtungsweisen gefunden werden, und zwar durch Vergleich sämtlicher Muster der Arten einer Gattung, sämtlicher Muster einer Art; ferner durch Betrachtung der räumlichen Abwandlung des Musters auf einem Individuum von vorn nach hinten, schließlich durch das Studium der Muster einer Art in ihren Altersstadien. Entsprechende Fälle von Übergängen zwischen ver-

schiedenen Mustern auf einem Individuum beschrieb auch schon WERNER (1890), dessen Angaben mir leider erst nachträglich zugänglich wurden.

Die besonderen Weisen wie die Mustertypen in den Vergleichsreihen ineinander übergehen, machten die Annahme wahrscheinlich, daß Muster mit wenig dunklem Pigment als phylogenetisch ursprünglicher anzusehen sind als solche mit ausgedehnten Pigmentfeldern (Musterelementen) (Abb. 124). Ferner zeigte sich, daß man die Längsfleckensysteme den anderen beiden Typen zugrunde legen kann. Denkt man sich, daß die ursprünglich in Längsreihen angeordneten Musterelemente in longitudinaler und transversaler Richtung miteinander verschmelzen, so erhält man Längs- bzw. Querstreifen. Diese Verschmelzungen waren tatsächlich festzustellen und werden genau beschrieben. Längsstreifen und Querstreifen sind demnach als abgeleitet aufzufassen.

Der extreme Fall, daß die Musterelemente so stark verschmelzen, daß sie als solche nicht mehr erscheinen, sondern einen dunklen Untergrund mit hellen Flecken bilden („Umkehr“), oder die Schlange vollkommen dunkel erscheinen lassen, ist als am stärksten abgeleitet aufzufassen.

Auf die Kenntnis der Muster von Jugendstadien wurde besonderer Wert gelegt, weil zu vermuten war, daß sie wichtige Aufschlüsse über den Grundtyp des Musters einer größeren Gruppe geben könnten, oder daß sie durch Vergleich mit Adultmustern deren typologische Ableitung erleichtern könnten.

Bei Schlangen kann man folgende Fälle von Jugendmustern unterscheiden:

1. Das Jugendmuster entspricht dem Adultmuster (wobei beide entweder als phylogenetisch jung oder als phylogenetisch alt aufgefaßt werden können).

2. Das Jugendmuster kann die noch unentwickelte Anlage des Adultmusters sein (seine phylogenetische Deutung hängt dann von der des Adultmusters ab).

3. Das Jugendmuster ist vollkommen anders als das Adultmuster, gehört einem anderen Mustertyp an. Dieser andere Mustertyp kann den Grundtyp einer Gruppe darstellen und als solcher vielleicht ein Ahnenkleid repräsentieren.

Die Entwicklung eines Adultmusters aus dem Jugendmuster kann demnach den direkten Weg (Fall 1 und 2) oder einen indirekten Weg (Fall 3) einschlagen. Das Erscheinen eines Grundtyps im Jugendmuster bedeutet ein Aufschieben der Ausgestaltung des eigentlichen arttypischen Musters auf einen späteren Zeitpunkt.

1. Die Familie der Boidae.

a) Die Gattung *Python*. Die außerordentlich verschieden gezeichnete Gattung *Python* mit 9 Arten gehört zu der Familie der Boidae. Die

Boidae nehmen im System der Schlangen eine Sonderstellung ein, denn sie zeigen sowohl ausgesprochen primitive als auch hochentwickelte Merkmale. Die Mittelstellung, die BOULENGER ihnen in seinem System gibt, bringt dies zum Ausdruck (nach BELLAIRS und UNDERWOOD 1951).

In der Gattung *Python* vereinigen sich Arten mit lebhaften Zeichnungen, welche auf den ersten Blick schwer miteinander zu vergleichen sind. Bei ihnen treten die Verschmelzungen der Musterelemente so häufig auf, daß die Muster einen ganz anderen Charakter bekommen als die der meisten übrigen Schlangen. Gemäß den am Anfang gemachten Annahmen sind diese Muster durch die teilweise sehr komplizierten Verschmelzungen elementarer Musterteile als evoluiertere Muster aufzufassen.

Es standen von den neun *Python*-Arten sieben zur Verfügung. Von allen diesen Arten konnten, außer von *P. amethystinus*, verschiedene Altersstadien untersucht werden. Von *P. spilotes* war ein Embryonalstadium und von *P. molurus* und *P. reticulatus* waren Schlüpfstadien vorhanden, von *P. sebae*, *P. curtus* und *P. regius* einige sehr junge Stadien (30 bis 40 cm lang).

Die *Python*-Arten sind nicht nur unter sich sehr verschieden, sondern innerhalb der einzelnen Arten sind auch auffallend starke Variationen festzustellen. Es ist aber trotzdem möglich, jedes Muster auf einen theoretischen Grundplan zurückzuführen. Dieser Grundplan (Abb. 1) besteht aus 5 verschiedenen Zonen, die die Oberseite der Schlange der Länge nach in eine Dorsalzone (a) und in je zwei Lateralzonen (b und c) teilen. Er steht dem allgemeinen Grundplan, der allen Schlangen zugrunde gelegt wurde (3 Paar Längsfleckensysteme), sehr nahe. In den 5 Zonen folgen in regelmäßigen Abständen dunkle Musterelemente in schachbrettartiger Anordnung aufeinander. Durch Längsverschmelzungen der Musterelemente in derselben Zone, sowie durch Querver Verschmelzungen verschiedener Zonen oder durch Ausfall einer Zone (b) lassen sich die Muster als Verwandlungen des Grundplans verstehen. Für weitaus die Mehrzahl der Muster kommt man mit diesen 5 Zonen aus. Bei einigen jedoch tritt die ursprüngliche Teilung in 3 Paar Längsreihensysteme noch in Erscheinung: die a-Zone ist in der dorsalen Mittellinie geteilt.

Das Schlüpfstadium von *Python molurus* (L.), (I), (Abb. 2) steht dem Grundplan am nächsten. Eindeutig stellt es sich als dunkles Muster auf hellem Grund dar. Seine Musterelemente folgen in den fünf verschiedenen Zonen in engen Abständen aufeinander. Sie sind vorn in den Zonen a und b rechteckig und bestehen aus geschlossenen Ringen in der c-Zone. Gegen das Ende des Körpers zu treten die Musterelemente der b-Zone nicht mehr so regelmäßig auf. Sie werden durch die größerwerdenden Elemente der c-Zone verdrängt.

Das halbjährige Exemplar (II) (Abb. 3) zeigt eine Vergrößerung der Elemente der a-Zone, sowie ein Auseinanderweichen der Elemente in allen Zonen. Außerdem zeigt das noch in den Elementen des Schlüpfstadiums einheitlich verteilte Pigment

eine Konzentration an den Rändern, so daß sie von einem dunklen Rand begrenzt sind (Grenzfarbensteigerung). Auch hier wieder weisen die Musterelemente der b-Zone nach hinten zu eine Rückbildung auf.

Bei dem älteren Exemplar (III) (Abb. 4) haben sich vorn die Elemente der b-Zone besonders vergrößert und sind in der Körpermitte teilweise mit denen der a-Zone verschmolzen. In der hinteren Körperzone dagegen werden sie von den sich immer mehr ausbreitenden Elementen der c-Zone verdrängt und in die a-Zone mit aufgenommen. Diese rückgebildeten Elemente kann man an zwei Exemplaren aus dem Britischen Museum sehr gut erkennen (Abb. 5).



Abb. 1.



Abb. 2.



Abb. 3.

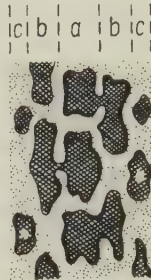


Abb. 4.

Abb. 1. Grundplan des Musters der *Python*-Arten.

Abb. 2. *Python molurus* I Schlüpfzustand, vorn. (Zoologischer Garten Basel.)

Abb. 3. *Python molurus* II halbjährig, vorn. (Zoologischer Garten Basel.)

Abb. 4. *Python molurus* III, etwa 2,00 m lang, Mitte. (Nat.-Hist. Museum Basel.)

Abb. 5. *Python molurus* IV, 1914. 2. 2. Indien. 0,65 m. Mitte. (Brit. Museum.)

Abb. 6. *Python amethystinus*. 83. 3. 31. 8. Timor Laut. 1,50 m. (Brit. Museum.)

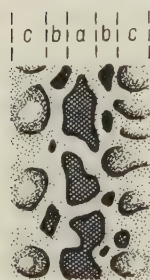


Abb. 5.

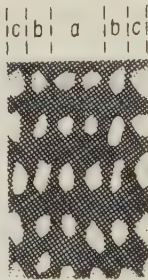


Abb. 6.

Python amethystinus (SCHN.) (Abb. 6) zeigt 6 Längsreihen heller Flecken auf dunklem Grund. Wir sehen das Muster als „Umkehr“ an, d. h. wir verstehen seine Ausgestaltung als Ausbreitung und Verschmelzung von dunklen Musterelementen. Die hellen Flecken wären dann als die ursprünglichen Zwischenräume innerhalb der Zonen a, b und c oder — wie man es genau so gut deuten könnte — als Räume zwischen den einzelnen Zonen a, b, c („Zwischenzonen“) zu verstehen, je nachdem, ob man die hellen Flecken den Zonen a, b und c selbst oder den Zwischenzonen zuordnet. Die Ableitung von 6 dunklen Längsfleckenreihen würde von unverschmolzenen a-Zonen ausgehen. Die 6 Längsfleckenreihen sind aber nicht immer sicher zu bestimmen. Es kommt vor, daß bei manchen Individuen stellenweise einzelne Flecken sehr klein sind oder ganz verschwinden. Man kann dies so deuten, daß der Verschmelzungsprozeß gelegentlich auch über die hellen Flecken hinweggegangen ist.

Python spilotes (LACÉP.) weist neben *P. sebae* die größten individuellen Unterschiede im Aussehen des Musters auf. Die Verschmelzungen der Musterelemente sind äußerst verschieden und zum größten Teil so stark,

daß man von „Umkehr“ des Musters sprechen muß. In allen Fällen kann man aber im Muster die 5 bzw. 6 verschiedenen Längssysteme erkennen, mindestens in einer Körperzone.

Bei dem Individuum I (Abb. 7) treten noch die dunklen Musterelemente in Erscheinung. Die der a- und b-Zone sind in der Querrichtung miteinander verschmolzen, die beiden Elemente der unverschmolzenen a-Zone und die der b-Zone durch ihre runde Gestalt noch erkennen lassend.

Das Embryonalstadium (II) (Abb. 8) zeigt ein Merkmal, das sehr auffällig bei vielen Exemplaren sichtbar wird: den lateralen hellen Längsstreifen, der hier auf der einen Seite ausgebildet ist. Man kann ihn als den Raum zwischen den b- und der c-Zonen ansprechen. Die Musterelemente der a- und b-Zone sind miteinander



Abb. 7.



Abb. 8.

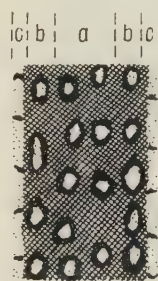


Abb. 9.

Abb. 7. *Python spilotes* I. 98. 10. 19. 13. Queensland. 0,60 m. (Brit. Museum.)

Abb. 8. *Python spilotes* II. 1934. 10. 27. 9. N. S. Wales, Embryo, 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 9. *Python spilotes* V. Haslar Cott, 0,50 m. (Brit. Museum.)

so verschmolzen, daß ihre Zwischenräume als helle Querbalken erscheinen. Die der c-Zone bringen einen zur hellen Ventralseite gezackten Übergang hervor, sind somit also nicht vollkommen längsverschmolzen. Die Jugendstadien III und IV zeigen ungefähr die gleichen Aspekte.

Bei dem Individuum V (Abb. 9) ist die Verschmelzung der Musterelemente soweit fortgeschritten, daß vier helle Fleckenreihen erscheinen (zwei in der a- und je eine in den b-Zonen). Die c-Zonenelemente sind selbständig erhalten. Sämtliche hellen Flecke sind von dem grauen Untergrund durch dunkle Umrandung hervor gehoben.

Bei den drei älteren Exemplaren VI, VII, VIII kann man Verschmelzungen der Musterelemente, die zu hellen Längs- oder Querstreifen in den Zwischenzonen führen, erkennen. Bei VI (Abb. 10 v) sind es drei helle Längsstreifen, die die Zwischenzonen anzeigen. Der mittelste Längsstreifen liegt in der Mitte der a-Zone und besteht vorn und in der Mitte des Körpers aus einem Zick-Zackband, das hinten in einen geraden Längsstreifen übergeht (Abb. 10 h). Die beiden äußeren Längsstreifen liegen zwischen der a- und der b-Zone.

Exemplar VII (Abb. 11 v) zeigt auf dem Vorderkörper in der Medianlinie helle Flecken und lateral je einen hellen Streifen, längs verlaufend. Letztere verringern sich von der Körpermitte an zu Fleckenreihen, welche mit denen der a- sowie mit den jetzt in der c-Zone deutlicher werdenden Flecken korrespondieren (Abb. 11 m). Im hinteren Körperteil verringern sich die Medianflecken zu einem Streifen, während die Lateralflecken zwar näher zusammenrücken, sich aber nicht mehr wieder zu einem Streifen vereinigen. Die Bildung der Elemente in der c-Zone läßt sich bei den beiden letztgenannten Individuen VI und VII gut verfolgen. Im

vorderen Körperteil treten sie als kleine dunkle Musterelemente auf (10 v, 11 v), in der Mitte dagegen haben sich diese Flecken so vergrößert, daß nur noch helle kleine Zwischenräume übrigbleiben (Abb. 10 m, 11 m).

Exemplar VIII (Abb. 12 v, m, h) zeigt eine Querstreifenvariante. Sie läßt sich leicht von dem Muster des vorderen Körperteils des Exemplars VII (Abb. 11 v)

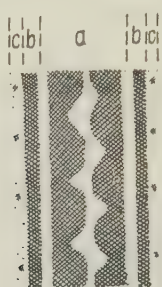


Abb. 10.

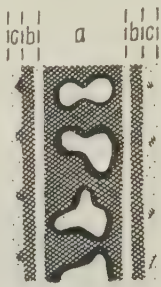


Abb. 11.

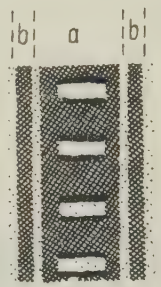


Abb. 12.

Abb. 10 v, h. *Python spilotes* VI. 1947. 2. 80.
New South Wales, 1,80 m. v: vorn-Mitte,
(Brit. Museum.) Zur Erläuterung der
Buchstaben v, m, h siehe Vorwort.

Abb. 11 v, m. *Python spilotes* VII. 1902. 11. 3. 2.
New South Wales. 1,70 m. (Brit. Museum.)

Abb. 12 v, m, h. *Python spilotes* VIII. 1910.
5. 28. 26. Süd-Australien. 1,40 m.
(Brit. Museum.)

ableiten. Vorn besitzt es regelmäßige helle Querbänder, welche lateral von je einem hellen Längsstreifen begleitet sind (Abb. 12 v). In der Mitte des Körpers (Abb. 12 m) alternieren die Querbänder miteinander, zeigen also die Gleitspiegelung, während die lateralen hellen Längsstreifen zu bloßen hellen Flecken geschwunden sind. In der c-Zone treten ebenfalls helle Querflecken auf. Hinten (Abb. 12 h) korrespondieren dann alle Elemente der 6 Zonen miteinander, wodurch helle Querflecken über die ganze Oberseite hinweg entstehen.

Bei *Python sebae* (GMEL.) sind die b-Zonen mit der a-Zone vielfach auf das engste zu einer Einheit verschmolzen. Immer jedoch ist es möglich, die b-Zone zu erkennen, und zwar entweder an hellen kleinen Flecken, die in Längsreihen neben großen hellen Flecken in der a-Zone

auftreten oder an der Form von Flecken, die Verschmelzungsprodukte der Elemente der a- und b-Zone darstellen.

Exemplar I (Abb. 13 v) zeigt im vorderen Teil die Verschmelzung der Musterelemente der a- und der b-Zone in der Querrichtung. Die c-Zone zeigt ringartige Elemente. Im mittleren Teil (Abb. 13 m) verschmelzen dazu noch die Elemente der b-Zone in der Längsrichtung, so daß nun die hellen Zwischenräume der a-Zone vollkommen eingeschlossen sind, und sie durch „Umkehr“ zu Musterelementen werden. Somit steht den c-Zonenelementen ein einheitliches System aus den a- und b-Zonen bestehend gegenüber. Der hintere Körperteil (Abb. 13 h) weist dann weitere Verschmelzungen zwischen den Elementen des a-b-Systems und denen der c-Zone auf. Letztere bleiben als Musterelemente erhalten, da sie in der Längsrichtung keine Verbindungen eingehen.

Das Exemplar II zeigt vorn einen ähnlichen Aspekt wie I in der Mitte. Im mittleren Körperteil (Abb. 14) ändert sich jedoch das Bild sehr: die Elemente der a-Zone treten selbständig auf und sind fast ganz von denen der b-Zone getrennt. Die b-Zonenelemente sind zu Längsstreifen miteinander verschmolzen. Im hinteren Teil gleicht Exemplar II wieder dem Schwanzteil von I. Ein weiteres Exemplar III zeigt wieder Verschmelzungen der a- und b-Zonen im Gegensatz zur Selbständigkeit der c-Zonen.

An 6 Häuten adulter Schlangen (sie sind im Gegensatz zu den Jugendstadien mit A—F bezeichnet) dieser Art im Britischen Museum, konnten die individuellen Unterschiede, denen das Muster anscheinend besonders im Alter unterworfen ist, untersucht werden. Degenerationserscheinungen bei der Häutung bringen vielleicht diese Varianten hervor. Die Spezialisierung könnte eine geringere Manifestation mit sich bringen. Andererseits könnte die ungeheure Entwicklung der Körpergröße dabei eine Rolle spielen.

Die Häute waren zwischen 2 und 4 m lang. Genau kann die Länge der Schlangen wegen des oft fehlenden Kopfes nicht mehr angegeben werden. Von jeder Haut wurden vom Vorder-, Mittel- und Hinterteil je eine Photographie angefertigt. Ihre Zeichnungen sollen im folgenden kurz beschrieben werden.

Sicherlich ist es kein Zufall, daß das Muster des kleinsten Tieres A (2,30 m) (Abb. 126 v, m, h) dem der beschriebenen Jugendstadien am nächsten steht. Besonders in der Körpermitte sind die a- und die b-Zonen noch gut zu erkennen. Hinten treten die Elemente der a-Zone auseinander und verschmelzen mit denen der b-Zone, einen hellen Mittelstreifen einschließend. Auch treten c-Zonenelemente stärker auf. Im vorderen Körperabschnitt ist das Muster so unregelmäßig, daß die Zonen nicht mehr genau zu bestimmen sind.

Bei dem Tier B (4,00 m) (Abb. 127 v, m, h) beginnen Rückbildungen im Muster aufzutreten. Die miteinander verschmolzenen a- und b-Zonen sind vorn und in der Mitte noch erkennbar. Im hinteren Teil dagegen sind die dunklen Pigmentflecken nicht mehr genau den Zonen zuzuordnen. Im Schwanzgebiet treten wie bei Tier A rechts und links der Mitte zwei schwarze Längsstreifen auf.

Die Häute der Tiere D, E, F (alle etwa 3,00 m lang) (Abb. 128 v, m, h) zeigen weitgehendste Rückbildung des Musters in allen drei Zonen. Man hat den Eindruck, als ob die Muster mit zunehmendem Alter verblassen würden und nur die kräftigsten Pigmentbildungen übrigblieben.

Tier C (Abb. 129 v, m, h) nimmt eine vorläufig nicht zu deutende Sonderstellung ein. Es zeigt im vorderen Körperabschnitt 10 schmale Längsstreifen, von denen die mittleren Querverbindungen aufweisen. In den so entstehenden hellen

Ovalen sind wieder dunkle Pigmentfelder. In der Mitte verlaufen die Längsstreifen, sich vielfach mäanderartig verbindend, völlig unregelmäßig und verschwinden im hinteren Körperteil fast ganz. Es ist möglich, daß hier eine sekundäre Pigmentierung auftritt, die die dunklen Mittelflecken in diesen Ovalen erscheinen läßt.

Python molurus und *P. reticulatus*, die wie *P. sebae* 7—9 m lang werden können, zeigen, soweit sie beobachtet werden konnten, nicht diese Reduktionen im Muster. Auch bei *P. curtus* und *P. regius*, die nicht so lang werden (etwa 1,50 m), unterscheiden sich die Adultmuster nicht wesentlich von den Juvenilmustern.

Bei *Python curtus* (SCHLEG.) ist allem Anschein nach die b-Zone ausgefallen, die c-Zone dafür

vergrößert. Ganz selten kann man Elemente der b-Zone im Mittelteil der Schlange II (Abb. 16v) erkennen. Von den zwei Jugendstadien I und II zeigt I vorn die Musterelemente der a- und c-Zone in annähernd rechteckiger Form (Abb. 15). Im weiteren Verlauf über den Körper verschmelzen sie aber innerhalb der Zonen immer mehr.

Die gleiche Ausgestaltung des Musters zeigt Tier II (Abb. 16v) auf dem ganzen Körper. Am Schwanz weichen bei beiden Tieren die Elemente der a-Zone auseinander, so daß in der Mitte ein heller Längsstreifen entsteht. Gleichzeitig verschmelzen sie mit denen der c-Zone (Abb. 16h).

Bei *Python regius* (SHAW) sollen die sehr eigenartigen Verschmelzungen an Hand einer hypothetischen Übergangsform besprochen werden. Wir gehen wieder aus von dem Grundtypus (Abb. 1) der gesamten *Python*-Arten, den in 5 Längszonen angeordneten Flecken, die schachbrettartig verteilt sind. In der zweiten Stufe (Abb. 17a) stehen die Musterelemente der a-Zone durch Querausläufer über die b-Zone hinweg mit denen der c-Zone in Verbindung.

Die Elemente der a-Zone sind durch paarige Längsausläufer miteinander verschmolzen, so daß helle, ovale Flecken von ihnen eingeschlossen werden. Die Musterelemente der b-Zone zeigen keine derartigen Ausbreitungstendenzen; im Gegenteil, sie schwinden zu kleinen runden Flecken. In dem nächsten Stadium der Entwicklung (Abb. 17b) tritt dann in den Elementen der c-Zone, von ihrem Zentrum aus ausgehend, eine Aufhellung ähnlich der bei *P. molurus* ein, die eine gleichzeitige Ausbreitung der Elemente zur Folge hat. Von dieser Ausbreitung wird aber die Verbindungsleiste zwischen den a- und b-Zonen nicht betroffen; um die Flecken der b-Zone bleibt stets ein heller Hof ausgespart. Die Elemente der c-Zone verschmelzen längs fast miteinander, wodurch der Aspekt heller,

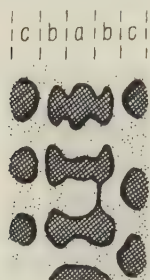


Abb. 14. *Python sebae* II.
1930. 11. 19. 57. Sierra
Leone. 0.80 m. Mitte.
(Brit. Museum.)

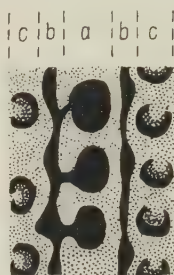
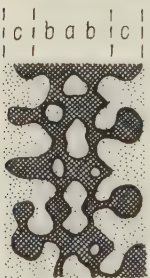


Abb. 13 v, m, h. *Python sebae* I.
1908. 7. 24. Liberia. 0.76 m.
(Brit. Museum.)



baumförmiger Gebilde entsteht, die einen dunklen Fleck (= Musterelemente der b-Zone) in ihrer „Krone“ besitzen. In den hellen Flecken der a-Zone können ab und zu dunkle Flecken auftreten (s. auch bei *P. reticulatus*). Die Verschiebungen und Unregelmäßigkeiten in den Musterausgestaltungen der verschiedenen Individuen könnte man sich durch Wachstumserscheinungen hervorgerufen denken.

Python reticulatus (SCHN.) ist die Art, die sich am schwersten auf den Grundplan zurückführen läßt. Es werden ein Individuum im Schlüpf-



Abb. 15.

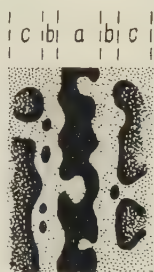


Abb. 16.



Abb. 17 a.



Abb. 17 b.

Abb. 15. *Python curtus* I. 1902. 11. 25. 13. Borneo. 0,40 m. vorn. (Brit. Museum.)

Abb. 16 v, h. *Python curtus* II. 1886. 5. 15. 35. Borneo. 0,30 m. v: Mitte; m: hinten. (Brit. Museum.)

Abb. 17 a. Hypothetische Übergangsform des Musters von *Python regius*.

Abb. 17 b. *Python regius*. 1935. 11. 1. 9. Nigeria. 0,40 m. Mitte schematisiert. (Brit. Museum.)

stadium (I) und zwei etwas ältere Exemplare (II, III) beschrieben. Eine Ableitung soll nun im folgenden rein morphologisch versucht werden. Die Teilung in 5 Zonen kann man auch hier wieder feststellen, obwohl die Elemente der c-Zone nur äußerst wenig ausgeprägt sind. Die der a-Zone werden nun als unverschmolzen angesehen, weil jede Seite der a-Zone zickzack-ähnliche Bildungen für sich hervorbringt. Da sie aber zusammen gesehen rautenförmige Musterelemente erscheinen lassen, wird von 5 und nicht von 6 Zonen gesprochen. Wir stellen uns die Musterelemente der a-Zone an ihre äußeren lateralen Grenzen gerückt vor. Von hier aus bilden sie jeweils Pigmentbahnen, die sich dann gegenseitig in der dorsalen Mittellinie treffen und dadurch rautenförmige Flächen

begrenzen. Diesen Elementen entsprechend liegen die Elemente der b-Zone, zwischen ihnen bleibt ein heller Streifen bestehen, den Raum zwischen den beiden Zonen anzeigend. Die Musterelemente in der

c-Zone sind nur selten als schwache Punkte oder undeutlich gewellte Linie erkennbar.

Diese eben beschriebene Ausgestaltung des Musters findet man in der mittleren Körperzone der Individuen II, III (Abb. 19m). Auch bei dem Individuum I (Abb. 18m) zeigt die mittlere Körperzone ungefähr das gleiche Aussehen. Nur bilden hier die Musterelemente der b-Zone mit dem Außenteil der Musterelemente der a-Zone eine Ringfigur, indem sie die helle Zone zwischen den a- und b-Elementen beiderseits umgreifen.

Vorn und am Schwanz dagegen treten weitgehendere Transformationen dieser Ausgestaltung auf. Bei dem Exemplar I (Abb. 18v) kann man vorn kaum noch die 5 Zonen erkennen, da nämlich die ursprünglich Rautenform bildenden Muster durch eine leichte Lateralverschiebung zu mäander-ähnlichen Pigmentbahnen werden. Und zwar umfaßt die Wellenlinie nicht nur die Elemente der a-Zone, sondern sie hat ihr „Wellental“ in der b-Zone und ihren „Wellenberg“ auf der entsprechenden Seite der a-Zone, fast in der dorsalen Mittellinie. Musterelemente in der c-Zone waren auf unserem Exemplar nicht vorhanden. Der hintere Teil dieses Exemplars (Abb. 18h) ist ähnlich wie der vordere Teil gezeichnet. Es bestehen hier wieder die zwei Wellenlinien, die einander genau gegenüberstehen, deren Form aber flacher ist, nur wenig in die Dorsalzone hineinreicht. Auch kann man die b-Zonenelemente mit Teilen von a noch als offene Ringe erkennen. Eine ähnliche Ausgestaltung des Musters auf der hinteren Körperzone zeigt auch das

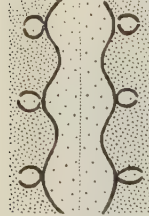
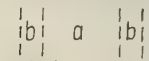
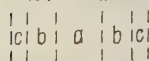
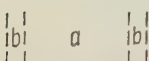


Abb. 18.

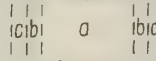
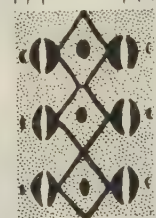
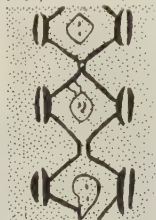


Abb. 19.

Abb. 18 v, m, h. *Python reticulatus* I. 1902.
5. 28. 33. (from eeg.) 0,70 m.
(Brit. Museum.)

Abb. 19 v, m, h. *Python reticulatus* II.
1872. I. 1853, Philippinen. 1,00 m.
(Brit. Museum.)

Exemplar II (Abb. 19h). Hier besitzen die „Wellen“ wieder eine etwas größere Höhe, sind aber gegeneinander verschoben. Bei diesem Exemplar tritt noch eine weitere Pigmentbildung in der dorsalen Mittellinie auf, die wohl Ähnlichkeit mit derjenigen von *P. regius* und vielleicht nach *P. sebae* C besitzt. In der Mitte dieses Tieres (Abb. 19m) beachtet man nämlich inmitten der rautenförmigen Elemente dunkle runde Flecken. In der vorderen Körperzone (Abb. 19v) zeigen sie sich abervon gleicher rautenförmiger Gestalt wie ihre äußere Umrandung. Hinten (Abb. 19h) sind diese Mittelflecken entsprechend der Gleitspiegelung ebenfalls gegeneinander verschoben.

Das Exemplar III aus dem Museum in Basel zeigt auf dem Vorder- und Hinterteil des Körpers Gleitspiegelung der rautenförmigen Elemente.

b) Die Gattung *Boa*. Die Gattung *Boa* umfaßt 5 Arten, die sehr markante Musterbildungen aufweisen. Die Systematik der Gruppe ist nicht ganz klar. Es gibt Gründe, diese 5 verschiedenen Arten als Unterarten des Typs *Boa constrictor* anzusehen. Wir folgen der Einteilung von BOULENGER.

Die Muster der Arten können wie bei den *Python*-Arten ebenfalls in 5 Zonen eingeteilt werden. Jedoch solch weitgehende Verschmelzung

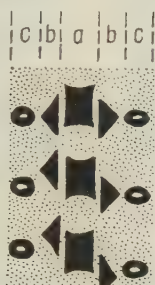


Abb. 20.



Abb. 21.



Abb. 22.

Abb. 20. *Boa imperator* I. Embryo. (Museum Basel.)

Abb. 21. *Boa imperator* III. 1951. 0,60 m. (Museum Basel.)

Abb. 22. *Boa occidentalis*. 1902. 5. 22. Argentinien. 1,50 m. (Brit. Museum.)

wie sie bei der Gattung *Python* häufig unter den Musterelementen vorkommt, ist hier nicht zu verzeichnen.

Boa imperator (DAUD.). Ein Embryonalstadium I (Abb. 20) zeigt in 5 Längsreihen angeordnete Musterelemente, alle 5 Zonen voneinander getrennt. Das Muster besteht aus rechteckigen Elementen in der a-Zone, größeren dreieckigen Elementen in der b-Zone, die Elemente der a-Zone aber nicht berührend, und weiter aus ringförmigen Elementen in der c-Zone. Die b-Zonenelemente zeigen gegen die der a-Zone eine leichte Verschiebung. Auch die der c-Zone entsprechen in ihrer Stellung nicht ganz denen der b-Zone. Allerdings war das Muster nur im vorderen Abschnitt des Tieres zu erkennen; im hinteren Teil war es noch nicht ausgeprägt oder verblaßt.

Exemplar II (Abb. 23 v) entspricht in der vorderen Hälfte des Körpers im wesentlichen der embryonalen Disposition. Die Ecken der Dorsalelemente sind in der Längsrichtung ausgezogen, und in ihrer Mitte befindet sich ein weißer Fleck. Die b-Zonenelemente stehen zwischen denen der Dorsalelemente und berühren hin und wieder die ringförmigen der c-Zone. In der hinteren Körperhälfte (Abb. 23 m) dagegen sind die dreieckigen Musterelemente der b-Zone mit den Elementen der a-Zone zu einem einheitlichen Musterelement verschmolzen, indem sie mit ihrer längeren Seite die rechteckigen Dorsalelemente berühren. Die ursprüngliche Trennungszone wird noch durch einen hellen Fleck angezeigt. Der helle Fleck in der Mitte der a-Zonenelemente verliert sich zum Schwanz hin. Die c-Zonenelemente alternieren mit diesem a-b-Zonenelement oder stehen gar selbst noch mit ihm in Berührung.

Das Exemplar III (Abb. 21) zeigt, abgesehen von den ersten 5 Elementen der vorderen Körperzone, die gleiche Ausgestaltung wie sie Exemplar II (Abb. 23 m) hinten zeigt. Vorne sind die ausgezogenen Ecken der Musterelemente der a-Zone längs miteinander verschmolzen und schließen einen hellen ovalen Raum ein, der nun als Musterelement erscheint und durch Grenzfarbensteigerung besonders hervorgehoben wird. Damit tritt zum erstenmal in dieser Gattung eine „Umkehr“ des Musters auf; d. h. ein Wechsel von dunklen Musterelementen zu hellen. Die



Abb. 23.

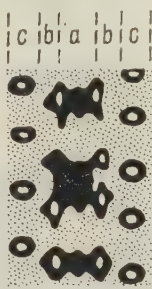


Abb. 24.



Abb. 25.



Abb. 26.

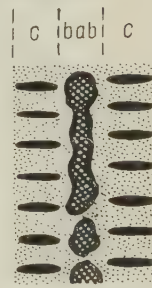
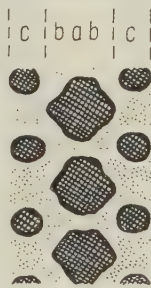
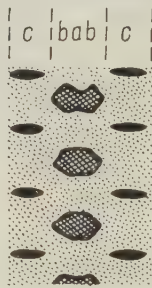
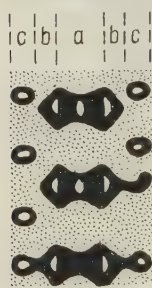


Abb. 23 v, m. *Boa imperator* III. 13696, Gefangenschaft, 1,20 m. m Mitte-hinten. (Museum Basel.)

Abb. 24 v, h. *Boa constrictor* I. 9585, Venezuela, 0,80 m. hSchwanz. (Museum Basel.)

Abb. 25 m, h. *Boa constrictor* II. 5831, Surinam, 0,50 m. h Schwanz. (Museum Basel.)

Abb. 26 v, h. *Boa mexicanus*. Mexiko. (Museum Basel.)

Elemente der c-Zone alternieren auf der ganzen Länge des Körpers mit denen der b-Zone.

Das Muster von *Boa constrictor* (L.) (Exemplar I, Abb. 24 v) ähnelt weitgehend demjenigen von *Boa imperator* (Abb. 23 m). Nur treten hier, soweit das beobachtet werden konnte, die Elemente der Dorsalzone nie einzeln auf, immer sind sie mit den dreieckigen Elementen der b-Zone zu einem einzigen Musterelement verschmolzen oder sie sind gar wie bei Exemplar II (Abb. 25 m) vorn unter sich durch Ausläufer verbunden, ähnlich wie es schon für *Boa imperator* (Abb. 21) beschrieben wurde. Hier sind aber die nun hellen Musterelemente nicht oval, sondern sanduhrförmig, was man sich dadurch entstanden denken könnte, daß das Pigment in so starkem Maße in die Ausläufer verlagert worden sei, daß nur noch die Mittelzonen der dunklen Musterelemente ihre ursprüngliche Breite beibehalten haben.

Einem Exemplar III (Abb. 27 v) fehlt offensichtlich die b-Zone, zumindest ist sie sehr stark reduziert. Hier sind im vorderen Teil des Musters die a-Zonenelemente zu einem Band miteinander verschmolzen, das auf der einen Seite kleine

Ausbuchtungen zeigt. In der c-Zone sind Ringelemente vorhanden. Eine ganz vage strichartige Pigmentierung in der Gegend der b-Zone könnte man mit den erwähnten Ausbuchtungen als deren Elemente interpretieren. In der Mitte dieses Exemplars (Abb. 27 m) laufen die a-Zonenelemente in Formen aus, die eine Annäherung an die sanduhrförmigen Elemente bei *Boa constrictor* Exemplar II erkennen lassen. Lediglich die Verbindung der Längsausläufer ist nicht vollkommen, wird aber durch einen länglichen dunklen Fleck angezeigt. Kurz vor dem Schwanz (Abb. 27 h) weichen die a-Zonenelemente nach beiden Seiten auseinander, ähnlich wie es z. B. bei *Python sebae* auftritt. Ganz am Schwanz bilden sie jedoch, wie auch bei *Boa imperator*, das typische Schwanzmuster. Die Schwanzregion von *Boa imperator* und *Boa constrictor* kann deshalb gemeinsam beschrieben werden. Die Musterelemente bestehen aus den verschmolzenen Elementen der a- und der b-Zonen, und zwar sind sie entweder oval, quergestellt zur Körperachse (Abb. 24 h) oder sie sind rautenförmig (Abb. 25 h), indem sie außerdem noch in der Richtung der Körperachse verlängert sind. Sie sind kräftig braunrot gefärbt und mit einem dunklen Rand versehen. Von der an den Seiten diffus auftretenden Pigmentierung sind sie durch ganz helle, mehr oder weniger große Flächen getrennt. Die ebenso gefärbten Ringelemente treten hier noch zwischen diesen Elementen auf. Diese markante Färbung ist sehr auffallend.

Das Muster von *Boa mexicanus* (JAN.) (Abb. 26 v) entspricht in den a- und b-Zonen ungefähr dem mittleren Körperabschnitt von *B. imperator* II, III (Abb. 23 m). Manchmal berühren die b-Zonenelemente die der a-Zone aber nicht, weil sie etwas gegen sie verschoben sind. Die a-Zonenelemente kurz vor dem Schwanz besitzen einen hellen Fleck in der Mitte. Die Ringelemente sind hier von ovaler Gestalt, deren Längsachsen quer zur Körperachse stehen. In der Schwanzregion (Abb. 26 h) verschmelzen diese a- und b-Zonenelemente miteinander zu einem breiten Band, das nur ab und zu unterbrochen ist. Diese Verschmelzung kündigt sich durch eine kleine Verlängerung der a-Zonenelemente in ihrer Mittelinie an. Die ovalen Elemente der c-Zone sind vollkommen mit Pigment ausgefüllt.

Bei *Boa divinitoqua* (LAUR.) (Abb. 28 v) fehlt die b-Zone ganz. Das Muster eines ungefähr 1 m langen Exemplares war wegen des geringen Kontrastes schlecht zu erkennen. Vorn besteht es aus rechteckigen großen Flecken in der a-Zone. In der Körpermitte (Abb. 28 m) sind diese ein wenig größer und leicht an ihren

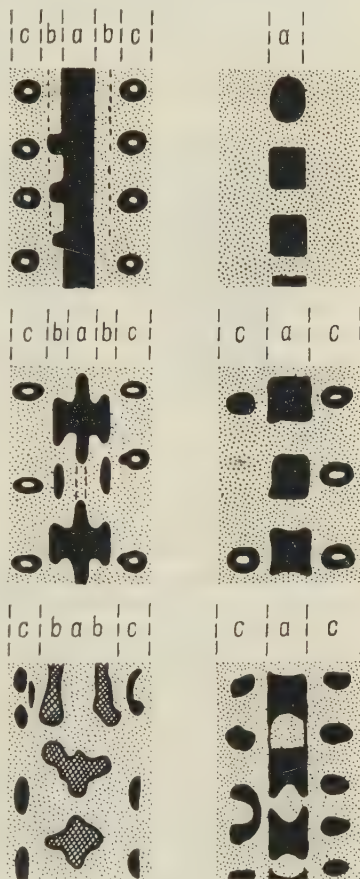


Abb. 27.

Abb. 28.

Abb. 27 v, m, h. *Boa constrictor* III.
96. 6. 29. 3. Para, 0,50 m.
(Brit. Museum.)

Abb. 28 v, m, h. *Boa divinitoqua*. 1917.
9. 27. 8. Dominica, 1,00 m.
(Brit. Museum.)

vier Ecken in der Längsrichtung ausgezogen. Musterelemente in der c-Zone sind als Ringe, mit den a-Zonenelementen korrespondierend, vorhanden. Am Schwanz (Abb. 28h) folgen die a-Zonenelemente näher aufeinander, so daß ihre ausgezogenen Ecken längs miteinander verschmelzen können.

Allein *Boa occidentalis* (PHILIPPI) (Abb. 22) ist in dieser Reihe sehr schwer unterzubringen. Sie zeigt auf der dunklen Oberfläche in der a-Zone nur dünne helle Ringe und in der c-Zone ebenfalls dünne Halbringe.

2. Die Familie der Colubridae.

a) Die Gattung *Elaphe*. Die Gattung *Elaphe* umfaßt 39 verschiedene Arten (BOULENGER), von denen nur 5 keine Zeichnung tragen. Die übrigen weisen sehr vielfältige Zeichnungen auf, die zum Teil innerhalb einer Art oder auf einem einzigen Individuum aus verschiedenen Mustertypen bestehen. Zunächst soll *E. quadrivirgatus*, in der die verschiedenen Mustertypen vorkommen, beschrieben werden. Danach werden die übrigen Arten, wie sie sich ungezwungen durch die Betrachtung der charakteristischen Mustertypen ergeben, behandelt.

Bei der Art *Elaphe quadrivirgatus* (BOIE) treten sowohl Quer- wie Längsstreifen als auch Einfarbigkeit auf. Und zwar können auf einem Individuum Quer- mit Längsstreifen und Längsstreifen mit Einfarbigkeit kombiniert sein.

Das Exemplar I (Abb. 29v) hat vorn Querstreifen, die nach hinten immer schmäler und undeutlicher werden, bis sie in der Mitte ganz verschwinden. Das vorderste Musterelement hat die Figur einer Sanduhr, die vermutlich durch Verschmelzung zweier gegenüberliegender Flecke der beiden a-Zonen entstanden ist. In der Verlängerungslinie dieser Flecken durchziehen zwei Längsstreifen den ganzen Körper. Die Querstreifen, zu denen sich das sanduhrförmige Element abwandelt, überschreiten diese beiden Streifen nicht. Nach der Mitte (Abb. 29m) verliert sich zuerst ihr mittlerer Teil und es bleiben kleine Punkte in regelmäßigen Abständen auf den Längsstreifen übrig, die endlich auch verschwinden. Die Zeichnung in der b-Zone macht im Prinzip die gleichen Veränderungen durch wie die der a-Zonen. Vorn befinden sich länglich ausgedehnte Flecken, die zur Mitte hin ihr Längengewicht auch etwas ihre Breitenausdehnung verlieren, um nach hinten nur noch als Punkte auf den schwachen Längsstreifen zu erscheinen. Das vorliegende Exemplar zeigte demnach am Schwanz nur noch vier Längsstreifen.

Ein weiteres Exemplar (II) (Abb. 30) derselben Art wies nur schmale Querstreifen auf, die zum Schwanz hin immer undeutlicher werden. Die lateralen Flecken sind ebenfalls als kleine Punkte, mit den Querstreifen alternierend oder nicht, vorhanden.

Exemplar III (Abb. 31), ein etwas längeres als die anderen, zeigt auf der ganzen Länge vier Längsstreifen, von denen die beiden in der a-Zone weitaus ausgeprägter als die in der b-Zone sind.

Schließlich konnte noch ein Exemplar (IV) (Abb. 32) gefunden werden, bei dem die a-, b- und c-Zone je zu einem einheitlichen Längsstreifen verschmolzen ist. Die Schlange weist somit fünf dunkle Längsstreifen auf, die durch helle Streifen voneinander getrennt sind. Nach hinten zu verschwinden die hellen Streifen.

Die übrigen Arten der Gattung *Elaphe* variieren in sich nicht so stark, aber untereinander in entsprechender Weise wie wir es für *E. quadrivirgatus* beschrieben haben. Am häufigsten (14 Arten) treten Musterelemente in der a-Zone, mit alter-

nierenden b-Zonenelementen und oft noch alternierenden c-Zonenelementen auf. Die a-Zonenelemente können aus zwei sich genau gegenüberstehenden Flecken bestehen, die in der Mitte verschmolzen sind, wie z. B. bei *E. climacophorus* (BOIE) oder sie können aus Querstreifen bestehen, die in ihrer Mitte gegeneinander verschoben sind, so daß man ihre ursprüngliche Zweifheit noch erkennen kann [*Elaphe triaspis* (COPE) (Abb. 33), *E. hohenackeri* (STRAUCH) u. a.]. Sehr häufig sieht man aber auf der ganzen Schlange nichts mehr von dieser Zweifheit; die a-Zonenelemente zeigen einen quadratischen Umriß oder streifenähnliche Form [*Elaphe catenifer*

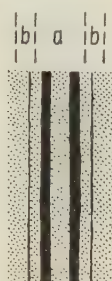
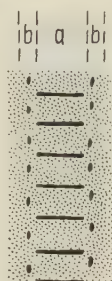


Abb. 30.

Abb. 31.

Abb. 32.

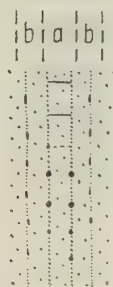


Abb. 29.

Abb. 29 v, m. *Elaphe quadrivirgatus* I. 1880. 2. 17. 18. Central Japan, 0,30 m. m: Mitte-hinten. (Brit. Museum.)

Abb. 30. *Elaphe quadrivirgatus* II. 1887. 1. 25. 5. 0,20 m. vorn-Mitte. (Brit. Museum.)

Abb. 31. *Elaphe quadrivirgatus* III. 1940. 2. 24. 30. 1,00 m. (Brit. Museum.)

Abb. 32. *Elaphe quadrivirgatus* IV. 1886. 12. 8. 8. Japan. 0,50 m. (Brit. Museum.)

BLAINV.) (Abb. 34), *E. obsoleta* (SAY), *E. melanoleucus* (DAUD.) u. a.]. Hier treten dann auch Elemente der c-Zone in Erscheinung.

Elaphe cantortis (BLGR.) (Abb. 39 v) zeigt vorn zwei zusammenhängende Flecken in der a-Zone, mit welchen die Flecken in der b-Zone alternieren. Manchmal treten wenig ausgeprägte Längsstreifen zwischen diesen Fleckenreihen auf. Von der Mitte an (Abb. 39 m) gehen die Flecken in breite Querbänder, die sich bis zu den Ventral Schildern hin erstrecken, über. Die Längsstreifen verschwinden.

Eine Art nur besitzt vollständige Querstreifen: *Elaphe schrenkii* (STRAUCH) (Abb. 35), die von Elementen sämtlicher Zonen gebildet werden.

Elaphe rufodorsata (CANTOR) (Abb. 36) trägt vorne in der a-Zone und in den b-Zonen je eine Fleckenreihe. Der Mitte zu tritt innerhalb der drei Längsfleckenreihen zwischen den einzelnen Flecken eine Verdunkelung auf, die in dem Maße stärker wird, wie die Flecken verschwinden. Im hinteren Körperteil sind nur noch drei Längsstreifen vorhanden, auf denen vereinzelte Schuppen dunkler gezeichnet sind.

Bei *Elaphe helena* (DAUD.) konnte mit Hilfe eines Jugendstadiums die vermutliche Veränderung ihres Musters im Laufe seines Wachstums verfolgt werden. Die Zeichnung des Jugendstadiums (Abb. 37) besteht vorn in der a-Zone aus zwei gegeneinander etwas verschobenen dunklen Flecken. Diese direkt

berührend, folgen die kleinen, halbkreisförmigen Elemente der b-Zone. Die Elemente der c-Zonen sind oval und berühren ihrerseits die der b-Zone.

Beide schließen einen hellen Raum ein. Nach der Mitte verschwinden die Elemente aller Zonen immer mehr und in der b-Zone entsteht ein Längsstreifen. Das ältere Exemplar (Abb. 38) zeigte nun eine Veränderung der Flecken in allen Zonen; sie werden bikonkav und schließen zwischen sich einen hellen spindel-

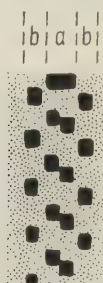


Abb. 33.



Abb. 34.

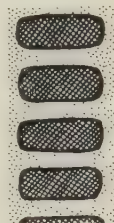


Abb. 35.



Abb. 36.



Abb. 37.



Abb. 38.

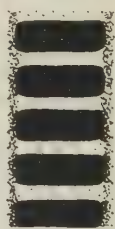


Abb. 39.

Abb. 33. *Elaphe triaspis*. 1868. 4. 7. 16. 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 34. *Elaphe catenifer*. 1894. 3. 24. 29. 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 35. *Elaphe schrenkii*. 1891. 6. 26. 3. 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 36. *Elaphe rufodorsata*. 1240. 0,70 m. Mitte. (Museum Basel.)

Abb. 37. *Elaphe helena*. 1910. 3. 16. 23. Ceylon. 0,30 m vorn-Mitte. (Brit. Museum.)

Abb. 38. *Elaphe helena*. 1229. Mitte. (Museum Basel.)

Abb. 39 v, m. *Elaphe cantortis*. 25. 8. 12. 28. 0,50 m. m Mitte-hinten. (Brit. Museum.)

förmigen Raum ein. Nach der Mitte entstehen die Längsstreifen in der b-Zone. Bei einigen Exemplaren findet man eine markante Zeichnung, die auf die Ventralseite reicht: eine dunkle Wellenlinie, die von den c-Zonenelementen ausgeht, sich im flachen Bogen über die Ventralschilder erstreckt und wieder das nächste Element der c-Zone erreicht.

Elaphe taeniurus (COPE) (Abb. 40 v) zeigt besonders deutlich die „Reduktion“ der beiden miteinander verschmolzenen Flecken in der a-Zone. In der mittleren Körperzone (Abb. 40 m) sieht man auf den breiter werdenden Längsstreifen noch Rudimente dieser Flecken, während sie hinten (Abb. 40 h) vollkommen verschwunden und einzig noch die Längsstreifen vorhanden sind.

Bei *Elaphe lineaticollis* (COPE) (Abb. 41 v) stellt man im Gegensatz zu den oben beschriebenen Arten von vorn nach hinten den umgekehrten Verlauf der Abwandlungen des Musters fest; nämlich den Übergang in der a-Zone von Längsstreifen

zu Flecken. Die Flecken in der Mitte (Abb. 41 m) sind unvollkommen verschmolzen und zeigen Aufhellungen. Im Schwanzteil (Abb. 41 h) verschmelzen sie zu einheitlichen Ringen, die einen zentralen hellen Fleck einschließen. Die Elemente der b-Zone verhalten sich entsprechend: vorn sind sie langgestreckt, in der Mitte oval ringförmig, und hinten erscheinen sie als quergestellte Flecken mit den a-Zonenelementen alternierend.

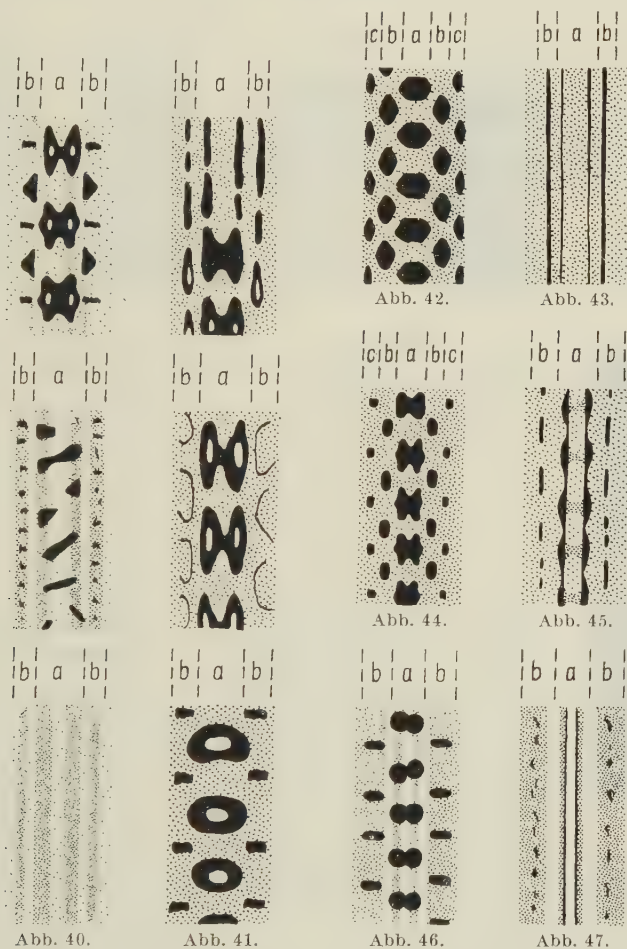


Abb. 40 v, m, h. *Elaphe taeniurus*. 1909. 10. 30. 6. 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 41 v, m, h. *Elaphe lineaticollis*. Guatemala. 1,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 42. *Elaphe quatuorlineatus*. 1888. 1. 28. 3. 3 Monate alt, 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 43. *Elaphe quatuorlineatus*. 1925. 2. 13. 81. 1,10 m. (Brit. Museum.)

Abb. 44. *Elaphe scalaris* I. 1893. 12. 27. 15. 0,35 m. (Brit. Museum.)

Abb. 45. *Elaphe scalaris* II. 1893. 12. 27. 16. 0,40 m. (Brit. Museum.)

Abb. 46. *Elaphe leopardinus* A. 1920. 1. 20. 1106. Albania. 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 47. *Elaphe leopardinus* B. 0,30 m. (Brit. Museum.)

Elaphe quatuorlineatus (LACÉP.) (Abb. 42) ist eine der seltenen Arten, bei der ein Jugendmuster auftritt. Es besteht — ähnlich wie bei *E. catenifer* (Abb. 34) — aus Flecken in der a- und b-Zone, die miteinander alternieren. Im dritten Jahr (Abb. 43) verschwinden diese allmählich und es treten in der a-Zone zwei und in den b-Zonen je ein Längsstreifen auf.

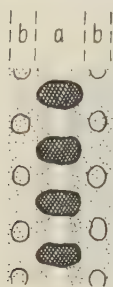


Abb. 48.



Abb. 49.



Abb. 50.

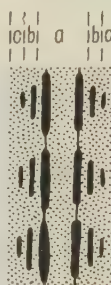


Abb. 51.

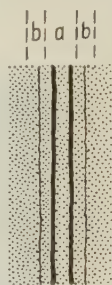


Abb. 52.



Abb. 53.

Abb. 48. *Elaphe arizona*. 1890. 7. 30. 40. 1,00 m. (Brit. Museum.)

Abb. 49. *Elaphe corais*. 1900. 11. 8. 1. Embryo, 0,34 m. (Brit. Museum.)

Abb. 50. *Elaphe radiatus* I. 1893. 6. 30. 4. 0,40 m, vorn. (Brit. Museum.)

Abb. 51. *Elaphe radiatus* II. 239—85. 0,40 m, vorn. (Brit. Museum.)

Abb. 52. *Elaphe subradiatus*. 23. 230. 96. 0,35 m, vorn. (Brit. Museum.)

Abb. 53 v, m. *Elaphe novae-hispaniae*. 90. 10. 24. 0,50 m. (Brit. Museum.)

Weitere Arten, die den engen Zusammenhang zwischen Flecken und Längsstreifen zeigen, sind *E. scalaris* und *E. leopardinus*. Bei *Elaphe scalaris* (SCHINZ) treten individuell verschiedene Musterausgestaltungen auf. Sie zeigen bei Exemplar I (Abb. 44) sanduhrförmige Flecken in der a-Zone und bei Exemplar II (Abb. 45) Längsstreifen, die deutlich an den Stellen, an denen sich bei dem anderen Individuum die Flecken befinden, eine Verdickung im Längsstreifen und eine schwach pigmentierte Querverbindung aufzeigen. Auch die Zeichnung der b- und c-Zone weist Unterschiede auf. Bei Exemplar I bestehen die Elemente der b-Zone aus Flecken, die mit denen der a-Zone alternieren, und die

Elemente der c-Zone aus kleineren, ebenfalls alternierenden Flecken. Bei Exemplar II sind die Elemente der b-Zone langgestreckt, während die der c-Zone fehlen.

Bei der zweiten Art, *Elaphe leopardinus* (BP.) unterscheidet BOULENGER eine A- und eine B-Variante (Unterarten?). Die eine Variante A (Abb. 46) zeigt zwei verschmolzene Fleckenreihen in der a-Zone mit alternierenden Fleckenreihen in der b-Zone. c-Zonenflecken fehlen. In allen Zonen tritt ein ganz schwach sichtbarer Längsstreifen auf. *E. bimaculata* (SCHMIDT) und *E. dione* (PAIL) entsprechen im Muster der Variante A. Die andere Variante B (Abb. 47) zeigt vier Längsstreifen, von denen die beiden zur a-Zone gehörenden schmaler und mit einer dunklen Begrenzungslinie gegen die dorsale Mitte ausgestattet sind und unregelmäßige dunklere kleine Flecken aufweisen.

Elaphe arizona (BLGR.) (Abb. 48) zeigt ungefähr die gleiche Ausgestaltung wie *E. leopardinus* Var. A., nur sind hier die beiden Elemente der a-Zone zu einem

Querbalken verschmolzen. Die Elemente der b-Zone erscheinen als Ringe. Ein schwacher Längsstreifen verbindet die äußeren Enden der Querbalken miteinander. c-Zonenelemente fehlen.

Die zwei folgenden Gruppen stehen der Einfarbigkeit sehr nahe. *E. occipitalis* zeigt in der Jugend schmale helle Querstreifen; die adulten Tiere sind einfarbig dunkel. Bei *Elaphe corais* (BOLE) (Abb. 49) weist der Embryo helle schmale Querstreifen auf, das erwachsene Tier zeigt diese undeutlicher und verschwommener. *Elaphe norae-hispaniae* (GM.) (Abb. 53 v) hat vorn auf der dorsalen Mittellinie eine Reihe heller runder Flecken, während im mittleren Körperabschnitt (Abb. 53 m) zwischen diesen noch V-förmige helle Streifen auftreten.

Die andere Gruppe besteht aus zwei Arten, bei denen die vier Längsstreifen der a- und b-Zone im vorderen Teil des Körpers von der Mitte ab verschwinden [*Elaphe radiatus* I, II (SCHLEG.) (Abb. 50, 51)] oder bei denen nur die Jugendstadien Längsstreifen zeigen, die älteren Tiere dagegen ganz einfarbig sind [*Elaphe subradiatus* (SCHLEG.) (Abb. 52)].

Bei der Gattung *Elaphe* läßt sich eine typologische Reihe aufstellen, die den Übergang von 6 Längsfleckensystemen erstens zu Querstreifen, zweitens zu Längsstreifen und drittens zu dunkler Einfarbigkeit zeigt. Allem Anschein nach sind die 6 Längsfleckensysteme primär, während die Quer- und Längsstreifen und die Einfarbigkeit sekundär sind, wenn das Jugendmuster und der Vorderkörper als primär gegenüber dem Adultmuster und der Körpermitte bzw. dem Körperende gelten kann.

In der Art *E. quadrivirgatus* kommen alle verschiedenen Mustertypen vor. Dann folgen *E. triapsis* und *E. catenifer* als Vertreter von 14 Arten, die jeweils 5 bzw. 6 Fleckenreihen aufweisen. *E. cantortis* bildet den Übergang von Flecken zu Querstreifen, während *E. schrenkii* nur Querstreifen zeigt. Den Übergang von Flecken zu Längsstreifen auf einem Individuum unabhängig vom Alter zeigen *E. rufodorstaa*, *E. helena* und *E. taeniurus*, ferner das Jugend- und Adultmuster von *E. quatuorlineatus* und schließlich wird er noch von *E. scalaris* und zwei Varianten von *E. leopardinus* belegt. Einen Übergang von Querstreifen bzw. Längsstreifen zur Einfarbigkeit weisen *E. occipitalis*, *E. corais*, *E. radiatus* und *E. subradiatus* auf.

b) Die Gattung *Oligodon*. Die Gattung *Oligodon* umfaßt ungefähr 45 Arten. Der größte Teil von ihnen kommt in Indien vor, wenige Arten sind im angrenzenden China und dem Malayischen Archipel vertreten. Ein neueres systematisches Werk, „The Fauna of British India“ von M. A. SMITH (1943) wurde der Gattungsbeschreibung zugrunde gelegt. Die Angaben für die 15 Arten, die nicht in Britisch-Indien vorkommen, wurden dem „Catalogue of Snakes“ von BOULENGER (1894) entnommen, in welchem die von SMITH bearbeitete Gattung *Oligodon* teilweise unter *Simotes* und teilweise unter *Oligodon* erscheint.

Die Gattung zeigt ähnlich der vorhergegangenen Gattung eine große Mannigfaltigkeit in der Ausfärbungsweise ihrer verschiedenen Arten. Von

kaum sichtbaren Musterelementen bis zu dunklem Muster mit undeutlich hellen Flecken sind die verschiedensten Übergänge zu beobachten.

Aus einer Beschreibung von BOULENGER kennen wir Jugendstadien von zwei Arten. Nämlich einerseits *Oligodon octolineatus* (SCHNEIDER), dessen Längsstreifen einer allgemeinen dunklen Färbung im Adulttier

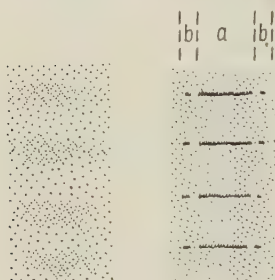


Abb. 54.

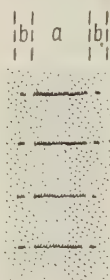


Abb. 55.

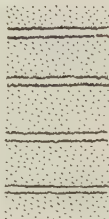


Abb. 56.

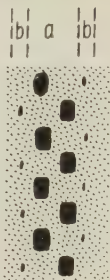


Abb. 57.



Abb. 58.

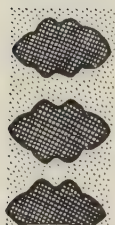


Abb. 59.



Abb. 60.

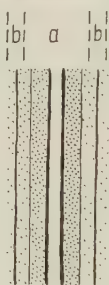


Abb. 61.

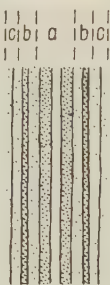


Abb. 62.



Abb. 63.

Abb. 55. *Oligodon erythrorhachis*. 1910. 12. 31. 4. Assam. 0,40 m. (Brit. Museum.)

Abb. 54. *Oligodon violaceus*. 82. 11. 25. 2. Hong Kong. 0,40 m. (Brit. Museum.)

Abb. 56. *Oligodon albocinctus*. 1940. 3. 4. 34. 0,20 m. (Brit. Museum.)

Abb. 57. *Oligodon taeniolatus* (= *subgriseus*). 1886. 9. 22. 8. 0,20 m. (Brit. Museum.)

Abb. 58. *Oligodon venustus*. 1886. 9. 2. 11. Nilgherris. 0,10 m. (Brit. Museum.)

Abb. 59. *Oligodon (Simotes) splendidus*. 1908. 6. 23. 29. Burma. (Brit. Museum.)

Abb. 60. *Oligodon dorsalis*. 1940. 6. 5. 10. 0,20 m. (Brit. Museum.)

Abb. 61. *Oligodon catenata*. 1938. 10. 1. 2. N. Burma. 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 62. *Oligodon hamptoni*. 1908. 9. 18. 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 63. *Oligodon erythrogaster*. 1950. 1. 5. 61. Nepal. 0,45 m. (Brit. Museum.)

weichen. Andererseits *Simotes torquatus* (BLGR.), welche vier Fleckenreihen (zwei in der a- und zwei in der b-Zone) aufweist, die im Alter durch eine gleiche Anzahl von Längsstreifen ersetzt werden. Es zeigt analog zu *Elaphe quatuorlineatus* den Übergang von Fleckenreihen zu Längsstreifen.

Adultmuster, die erste Andeutungen der Bildung von Musterelementen aufweisen, sind *Oligodon violaceus* (BLGR.) (Abb. 54) und *O. inornatus* (BLGR.). Bei ersterem treten einerseits Individuen mit bräunlicher oder rötlicher Oberfläche

auf, andererseits aber auch solche, bei denen die schwarz umrandeten Schuppen mehr oder weniger deutlich ausgebildete Querbänder bilden. *O. inornatus* zeigt ebenfalls Querstreifen, die auf die gleiche Art hervorgebracht werden.

Denkt man sich dieses sich nur an den Rändern der Schuppen befindende Pigment konzentriert auf schmale Querstreifen in der a-Zone und auf ihnen entsprechende kleine Flecken in der b-Zone, so kommt man zu einer nächsten Gruppe von Ausfärbungsweisen, der 7 Arten angehören, von der wir *Oligodon erythrorhachis* (WALL) (Abb. 55) nennen. Die Form der Querstreifen ist unregelmäßig, ihre Grenzen bilden keine geraden Linien, sondern haben eher den Charakter der ersten Gruppe, indem hin und wieder sich das Pigment nur an den Schuppenrändern befindet. Die Streifen verlaufen in regelmäßigen Abständen voneinander und sind entweder alle gleichartig (*O. erythrorhachis*) oder sie zeigen Unterschiede in ihrer Intensität [*O. formosanus* (GÜNTHER)], indem ein kräftiger Streifen mit einem oder zwei schwächeren abwechselt.

Ausgeprägte Querstreifen treten bei *Oligodon albocinctus* (CANT.) (Abb. 56) und *O. melazonatus* auf.

Oligodon taeniolatus (JERDON) (Abb. 57) und *O. sublineatus* (DUM. & BIBR.) zeigen vier Längsreihen rechteckiger Flecken, die in der a- und b-Zone miteinander alternieren.

Als Umgestaltung rechteckiger Flecken zu rautenförmigen Musterelementen kann man *Oligodon venustus* (JERDON) (Abb. 58) und *O. travancoricus* (BEDDOME) deuten. c-Zonenelemente sind als kleine unregelmäßige Flecken vorhanden. Wie bei *O. formosanus* kann man auch hier Intensitätsunterschiede in der Ausprägung der Flecken beobachten. Es wechseln nämlich Querstreifen aus vier rautenförmigen Flecken, bestehend mit einem breiten und zwei schmälere Querstreifen, ab. Sie weisen eindeutig auf den engen Zusammenhang zwischen *O. albocinctus* und *O. melazonatus* hin.

Eine stärkere Verschmelzung der vier rautenförmigen Flecken findet man in dem Muster von *Oligodon splendidus* (GTHR.) (Abb. 59) und *O. phaenochalinus* (COPE). Große Flecken gehen über die a-, b- und c-Zone hinweg. Ihr Umriß läßt die rautenförmigen Elemente noch erkennen.

An das am Anfang erwähnte Jugendstadium von *O. torquatus*, welches den Übergang von 4 Längsfleckenreihen zu Längsstreifen zeigt, schließen wir 8 Arten mit Längsstreifen in verschiedener Zahl und Art an. Mitunter gelingt es, die Vielfachung der Längsstreifen als Teilung des b- oder c-Zonenstreifens zu interpretieren. Das allen gemeinsame Merkmal ist ein heller Mittelstreifen, der die a-Zone teilt. Ihn begleitet bei *Oligodon dorsalis* (GRAY & HARDWICKE) (Abb. 60) lateral ein gleichmäßig grauer Untergrund, auf dem sich in der b-Zone ein schwarzer Längsstreifen befindet. Bei *Oligodon catenatu* (BLYTH) (Abb. 61) tritt die a-Zone durch je einen grauen Längsstreifen mit beiderseits dunkler Begrenzung hervor, die zum hellen Mittelstreifen hin intensiver ist, als nach lateral hin. In der b-Zone befindet sich ein schmaler dunkler Streifen auf gleichmäßig grauem Untergrund. Bei *Oligodon hamptoni* (Abb. 62) besteht auch die b-Zone aus einem dunklen breiten Streifen, während in der c-Zone ein weiterer schmaler Streifen auftritt. Die a-Zone bleibt unverändert. *Oligodon erythrogaster* (BLGR.) (Abb. 63) wird dahingehend interpretiert, daß der schmale Längsstreifen in der c-Zone sich ebenfalls geteilt hat. Der Anschluß der nun folgenden Arten an die soeben beschriebene Gruppe ist nicht sicher zu finden. *Oligodon woodmasoni* (SCLATES) (Abb. 68) zeigt einfache Längsstreifenbildung in den a-, b- und c-Zonen mit 8 Streifen. Von *Oligodon octolineatus* (SCHNEIDER) gibt es zwei Varianten mit 6 und mit 8 Querstreifen. Bei letzteren besteht das Muster aus schmalen dunklen Streifen, bei ersterer sind die Streifen breiter als die Zwischenräume, so daß 5 schmale helle

Längsstreifen erscheinen. Diese Form bildet einen Übergang zu der nächsten Gruppe, in der helle Musterelemente auf dunklem Grund erscheinen.

Oligodon modestus (GTHR.) (Abb. 64 v) zeigt vom Kopf bis zum Schwanz einen hellen Mittelstreifen, der allein durch hellumrandete Schuppen in diesem Gebiet zustande gebracht wird. Der Schwanz dagegen weist einen hellen Mittelstreifen mit dunkler Umrandung auf (Abb. 64 h). Bei *Oligodon notospilus* (GTHR.) (Abb. 65) treten auf dunklem Grund tiefer dunkelumrandete helle Flecken auf, während bei *Oligodon everetti* (BLGR.) (Abb. 66) diese Flecken sehr klein sind.

Sämtliche Arten dieser Gattung, die helle Musterelemente auf dunklem Grund besitzen, demnach „Umkehr“ zeigen, bewohnen die Inseln des Malayischen Archipels. Alle übrigen Arten treten auf dem Festland in Vorder- und Hinterindien und China auf.

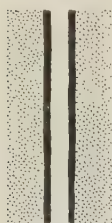


Abb. 64.

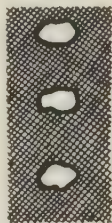


Abb. 65.

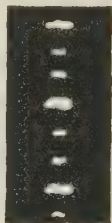


Abb. 66.

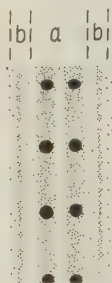


Abb. 67.



Abb. 68.

Abb. 64 v, h. *Oligodon modestus*. 1896. 12. 11. 12. Negros, 0,35 m v: vorn-hinten, h: Schwanz. (Brit. Museum.)

Abb. 65. *Oligodon notospilus*. 1872. 8. 20. 56. Mindanao, 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 66. *Oligodon everetti*. 1896. 2. 17. 9. Jandjong, 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 67. *Oligodon breviceauda*. 1874. 4. 29. 13. 0,35 m. (Brit. Museum.)

Abb. 68. *Oligodon woodmasoni*. 1906. 8. 10. 28. Nicobars, 0,10 m. (Brit. Museum.)

Oligodon breviceauda (GTHR.) (Abb. 67) und *O. quadrilineatus* (JAN) sind nicht sicher einzuordnen. Sie zeigen — ähnlich wie einige Arten von *Elaphe* [z. B. *E. leopardinus* (Abb. 46)] — 4 Längsstreifen mit teils regelmäßig, teils unregelmäßig verteilten Flecken darauf. WERNER spricht die Fleckenbildung als sekundäre Ausfärbungsweisen an, dem wir nicht ohne weiteres folgen wollen.

c) Die Gattung *Dipsas*. Die Muster dieser ungefähr 24 Arten umfassenden Gattung zeigen nicht die große Mannigfaltigkeit, wie sie die Arten der Gattung *Elaphe* und *Oligodon* besitzen. Da man aber an den meisten von ihnen eine gleichsinnige Veränderung vom Kopf bis zum Schwanz beobachten kann, sollen sie hier kurz erwähnt werden.

Die Muster bestehen im Vorderteil aus einer oder zwei Fleckenreihen, die durch Verschmelzung der Elemente in den a- und b- bzw. c-Zonen entstanden zu denken sind. Gegen die Mitte des Körpers hin zeigen sich aber die ursprünglichen Elemente deutlicher, sei es durch eine Einkerbung in der Mitte der Flecken, eine Gleitspiegelung der noch zusammenhängenden Flecken oder gar durch Trennung in zwei selbstständige Flecken und kleinere Flecken in der b-Zone. Es befindet sich

hier also die von uns als ursprünglich angesprochene Ausfärbungsweise (Fleckensysteme) in mittleren und hinteren Körperteil. Die sekundäre Ausfärbungsweise befindet sich hinter dem Kopf, sie ist markanter und regelmäßiger.

Nur wenige Arten weisen diese Veränderung des Musters im Verlauf über den Körper nicht auf. Bei *Dipsas pavonina* (SCHLEG.) treten auf dem ganzen Körper eine Reihe großer ovaler Dorsalflecken auf. Sie sind durch einen hellen Rand von einem braunen Untergrund getrennt. Dieser tritt — das ist ein fast allgemeines Merkmal — aber erst nach dem zweiten Fleck auf, d. h. der Kontrast zwischen den Musterelementen und dem Untergrund ist vorn am stärksten. Ähnlich ist diese Anordnung bei 5 anderen Arten. Sie zeigen von vorn bis hinten 2 Reihen von Flecken ohne nennenswerte Veränderungen.

Dipsas copii (GTHR.) (Abb. 69 v) besitzt vorn auf hellem Grunde große, bis auf die Ventralseite reichende Flecken. Von der Mitte des Körpers ab (Abb. 69 m) zeigen sie eine Einkerbung, die dann in der Schwanzregion soweit fortgeschritten ist, daß ein heller Streifen den Fleck in der dorsalen Mittellinie durchteilt (Abb. 69 h). Vier weitere Arten zeigen ungefähr die gleiche Ausfärbungsweise wie *Dipsas copii* und leiten von einfachen Dorsalflecken zu 2 Fleckenreihen über.

Bei *Dipsas catesbeyi* (SENTZEN) (Abb. 70) treten die zwei ersten Musterelemente als dunkle klar umgrenzte Flecken auf. Die folgenden Musterelemente bestehen aus zwei sich berührenden Flecken, die teilweise die Gleitspiegelung zeigen. Diese Ausfärbungsweise kann durch 5 weitere Arten belegt werden.

In der nächsten Gruppe, zu der u. a. *Dipsas turgidus* (COPE) (Abb. 71) gehört, treten nach den ersten zwei nicht mehr regelmäßig begrenzten, aber verschmolzenen Flecken zwei voneinander getrennte Fleckenreihen auf. Sie gehören der a-Zone an. Gleichzeitig erscheinen mit diesen alternierend Flecken in der b-Zone. Die Gestalt sämtlicher Musterelemente wird nach hinten zu immer unregelmäßiger und es treten zwischen ihnen kleinere Pigmentanhäufungen auf.

d) Die Gattungen *Sibynophis* und *Scaphiodontophis*. *Sibynophis* ist eine Gattung, die in besonderem Maße dazu geeignet erscheint, einerseits Einblick in die Entstehung von Arten zu geben, andererseits die Zusammenhänge zwischen der arttypischen inneren Organisation eines Tieres und seiner äußeren Erscheinung, dem Muster festzustellen. Außerdem haben wir eine Querstreifenbildung vor uns, die allerdings nicht so eindeutig aus einer dorsalen Fleckenreihe entsteht, wie es bei den *Micrurus*-arten erscheint.

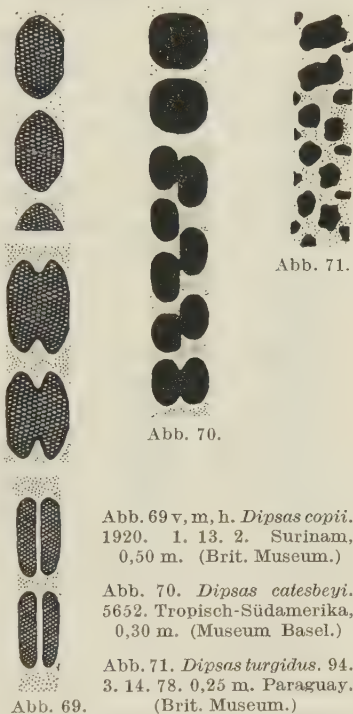


Abb. 71.

Abb. 70.

Abb. 69.

Abb. 69 v, m, h. *Dipsas copii*. 1920. 1. 13. 2. Surinam, 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 70. *Dipsas catesbeyi*. 5652. Tropicisch-Südamerika, 0,30 m. (Museum Basel.)

Abb. 71. *Dipsas turgidus*. 94. 3. 14. 78. 0,25 m. Paraguay. (Brit. Museum.)

Zu *Sibynophis* rechnete man ungefähr 10 Arten, die in Mittelamerika, Madagaskar und Asien vorkommen. Die meisten von ihnen besitzen ein Fleckenmuster, das in Längsreihen angeordnet ist. Zwei Arten jedoch zeigten Querbänderung: *venustissimus* (GTHR.) und *annulatus* (DUM. & BIBR.). Sie kommen als einzige dieser Gattung in Mittelamerika vor. TAYLOR und SMITH (1943) nehmen nun diese beiden Arten aus der Gattung heraus und stellen sie auf Grund der Unterschiede in der Maxillarbezahnung mit noch einigen anderen bereits bekannten und neu beschriebenen Arten zusammen in die neue Gattung *Scaphiodontophis*.

Die Zahnbildung nimmt bei *Sibynophis subpunctatus* (DUM. & BIBR.) eine gewisse Zwischenstellung ein: dies trifft auch für die Ausfärbungsweise zu (s. unten).

Daß die beiden Gattungen miteinander verwandt sind, wird von TAYLOR und SMITH besonders betont, da die Verhältnisse in der Bezahnung der beiden Gattungen entsprechend einfach sind und die Anzahl der Zähne auf dem Palatinum und dem Pterygoid bei beiden die gleiche ist.

Bei den 7 Arten von der Gattung *Sibynophis* beobachtet man durchwegs eine Zeichnung in der dorsalen Mittellinie.

Sie kann aus einer Reihe feiner dunkler Punkte wie bei *Sib. subpunctatus* (DUM. und BIBR.) (Abb. 72), aus einem schwachen dunklen Streifen wie bei *Sib. torquatus* (BLGR.) (Abb. 73) oder aus einem an den Rändern verdunkelten Bande bestehen wie bei *Sib. rhodogaster* (SCHLG.) (Abb. 74). Lateral liegen in der b-, bzw. in der c-Zone Längsreihen von Punkten oder Streifen. Bei vielen verliert sich teilweise die Zeichnung zum Schwanz hin [z. B. *Sib. rhodogaster* (Abb. 74) und *Sib. geminatus* (Abb. 75)]. Bei *Sib. subpunctatus* (Abb. 72) beginnt jedoch die laterale Fleckenreihe erst in der Mitte des Körpers und zieht sich mit der dorsalen Reihe bis zum Schwanz hin.

Die Zeichnung der *Scaphiodontophis*-Arten beruht hauptsächlich auf Querstreifen, und zwar kann man 2 verschiedene Typen feststellen: einerseits *micrurus*-ähnliche Färbung bei *Scaph. venustissimus* (Abb. 76); schwarze, gelb umrandete Bänder, die durch rote Zwischenräume voneinander getrennt sind. Andererseits schwarze Doppelbänder, die ein gelbes Band einschließen und die durch rote Zwischenräume voneinander getrennt sind (Abb. 77). Manche dieser Doppelbänder sind in der Mitte unterbrochen und etwas gegeneinander verschoben. Von den 7 Arten, die diesen Ausfärbungstyp zeigen, weist aber nur eine [*Scaph. cyclurus* (TAYL. und SMITH)] die Doppelbänder über der ganzen Körperlänge auf. Bei den anderen Arten beginnen sie am Kopf, hören aber in der Mitte des Körpers oder sogar schon vorher auf. An ihre Stelle tritt ein ganz anderes Muster, ein dreireihiges Längsreihensystem feiner schwarzer Punkte oder Flecken, dessen Untergrund von dunkler Farbe ist.

Die Zwischenstellung von *Sib. subpunctatus* (Abb. 72) in der Ausfärbungsweise besteht in einer besonderen Zeichnung des Kopfgebietes

neben dem Längsreihensystem feiner Punkte. Der Kopf und der Nacken sind schwarz; vor und hinter dem Nacken befindet sich ein schmales gelbes Band. Dann erst folgt auf dunklem Untergrund die dorsale Punktreihe (Abb. 78). Das vordere helle Band ist manchmal durch einen senkrechten dunklen Mittelstreifen in zwei Hälften geteilt. Nun treten bei den verschiedenen *Sibynophis*-Arten helle und dunkle Köpfe auf, bei keiner anderen aber ist ein schwarzes Band von zwei gelben eingeschlossen. So kann man mit einem gewissen Recht vermuten, daß

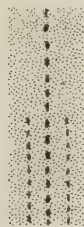


Abb. 72.

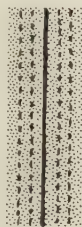


Abb. 73

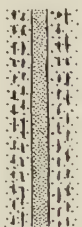


Abb. 74.

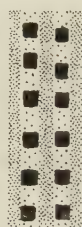


Abb. 75.



Abb. 76.

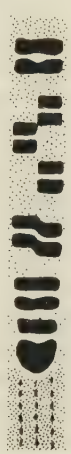


Abb. 77.



Abb. 78.



Abb. 79.

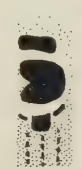


Abb. 80.

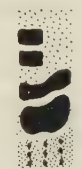


Abb. 81.



Abb. 82.

Abb. 72. *Sibynophis subpunctatus*. 1906. 7. 27. 1. Peninsulas India, 0,40 m. Mitte. (Brit. Museum.)

Abb. 73. *Sibynophis torquatus*. 1885. 6. 8. 23. Madagascar, 0,60 m. (Brit. Museum.)

Abb. 74. *Sibynophis rhodogaster* 1892. 1. 21. 13. Madagascar, 0,60 m. (Brit. Museum.)

Abb. 75. *Sibynophis geminatus*. 1894. 1. 19. 2. Malayische Halbinsel, 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 76. *Scaphiodontophis venustissimus*. 1933. 6. 22. 3. Nicaragua, 0,50 m. (Brit. Museum.)

Abb. 77. *Scaphiodontophis annulatus*. 604. Mexico, oberes Drittel (Museum Basel.)

Abb. 78. *Sibynophis subpunctatus*. Kopf.

Abb. 79—81. *Scaphiodontophis annulatus* 605, 606, 603. „Interferenzzone“. (Museum Basel.)

Abb. 82. *Scaphiodontophis albonuchalis*. 12693 „Interferenzzone“. (Nach einer Photographie von TAYLOR und SMITH.)

mit einer Veränderung der inneren Organisation, die sich z. B. in den Zahnverhältnissen äußert, auch eine Ausfärbungsweise parallel geht.

Vier Exemplare von *Scaph. annulatus* (DUM und BIBR.) und eines von *Scaph. albonuchalis* (TAYL. und SMITH) gestatten uns Vorstellungen von der stammesgeschichtlichen Entstehung dieser Doppelbänder zu machen. An den Stellen, an denen die Doppelbänder mit dem Längsreihensystem zusammenstoßen (Abb. 77, 79—82), befindet sich offenbar eine in der Ontogenie variable Zone. Die Ausgestaltung der Musterelemente ist

dort niemals gleich. Man könnte hier — wie man es z. B. bei Zebroiden tut — von einer Interferenzzone sprechen. Es ist nicht schwer mit den 5 genannten Exemplaren eine Reihe aufzustellen, die ein allgemein wiederkehrendes Prinzip erkennen läßt. Es scheint, als würde nach hinten zu immer ein größerer schwarzer Fleck, der von einem hellen Rand umgeben ist, entstehen. Überschreitet er eine bestimmte Größe, so ist er in der Mitte geteilt. Die Farbe, die zwischen den beiden Hälften auftritt, müßte rot sein, denn dieser Platz entspricht dem Raum zwischen den Doppelbändern. Der gelbe Rand des Fleckens nimmt den Raum ein, der der Trennungszone innerhalb der Doppelbänder entspricht. Leider konnten zwar das Gelb, aber nicht das fragliche Rot zwischen den wenig getrennten Flecken an Hand des Alkoholmaterials und der Photographien mit Sicherheit unterschieden werden.

Wenn unsere Interpretation richtig ist, so muß man sich die Bildung der Doppelbänder von vorn nach hinten fortschreitend vorstellen. Dieser Vorstellung kann man die Auffassung, wie sie von TAYLOR und SMITH vertreten wird, entgegenstellen: „The existence of two radically different pattern types [i.e., (1) *venustissimus*, single black bands bordered by yellow; and (2) all others, double black bands enclosing a yellow] indicates a very great age, even for these species. The obvious explanation is that these were derived from a common type, not now existing, with a simple banded or blotched pattern. The banded pattern of the genus does not appear to be an anteroposterior development as might be suggested by *carpicinctus* (only neck bands, giving rise to others with body and tail bands) for at least two reasons: (1) a pattern type such as in *carpicinctus* could not give rise to one such as in *venustissimus*, and (2) if it can be assumed that the nuchal collar of many species is a vestigial character, retained from a completely banded condition, and that loss of bands affects the nuchal region last, then the forms of *Scaphiodontophis* with fewest bands are the end forms, while those with body completely banded are primitive.“

Wir sind dagegen der Auffassung, daß zwei nebeneinander auf einem Individuum auftretende Muster, was TAYLOR und SMITH nicht erwähnen, nämlich vorne Querbänder und hinten Längsreihen feiner Punkte auf vollkommen anderem Untergrund, dazu nötigen, dem vorderen Bandmuster kein hohes Alter zuzusprechen. Wir glauben, daß die primitive Form des Musters das unscheinbare Längsreihensystem sei, und daß das erste Auftreten des Querbandmusters im Kopfgebiet in der Weise begonnen hätte, wie es etwa bei *Scaphiodontophis carpicinctus* (Nackenband, s. oben) zu finden ist.

Die einzige andere, auf der ganzen Länge *micrurus*-ähnliche Querstreifenvariante *Scaph. venustissimus* mag sich ebenso wie die *Micrurus*-Arten aus einer Form mit Dorsalflecken entwickelt haben. Ebensogut

kann man aber auch annehmen, daß ihr Muster einen ähnlichen Entwicklungsweg von vorn nach hinten durchgemacht habe, wie die übrigen *Scaphiodontophis*-Arten. Die hypothetische Grundform entspräche ebenfalls einem ganz anderen Muster, das wir aber nicht kennen, und das durch Querstreifen vollständig verdrängt wurde. Die schwarzen Querstreifen würden in diesem Falle aber nicht vom Rot geteilt, sondern das Rot träte jeweils hinter ihnen auf.

3. Die Gattung *Micrurus*.

An den europäischen Museen sind nicht alle *Micrurus*-Arten vorhanden. Darum wurden als Grundlage für ihre möglichst vollständige Beschreibung die zusammenfassenden Darstellungen von K. SCHMIDT (1933, 1936) benutzt. Darüber hinaus wurden noch die Beschreibungen der „Typen“¹ aus der Literatur herangezogen. In besonderen Fällen wurde auch die Beschreibung von Arten, die K. SCHMIDT als Synonyma angegeben hat, bearbeitet, jedoch wurde nie von der systematischen Einteilung, wie er sie gegeben hat, abgewichen.

Die Gattung *Micrurus* vereinigt 58 Arten, die, von den 2 Ausnahmen abgesehen, Querstreifenmuster zeigen. Die Querstreifen verlaufen — im Gegensatz zu den meisten Querstreifenmustern anderer Gattungen — rings um den runden Körper. Die verschiedenen Ausfärbungsweisen entstehen durch Änderung der Reihenfolge der Farben und ihrer Längenausdehnung auf der Schlange.

Außer ihrer auffälligen Färbung kennzeichnet sie der Umstand, daß die Jugendformen den Adultformen vollkommen gleichen. Diese Eigenschaft hebt SCHMIDT (1933) in seiner Einleitung besonders hervor: „One of the first results of this critique is to affirm the constancy and the value of the color pattern characters.“

Von den insgesamt 58 Arten kann man 44 in 2 große Gruppen teilen: einerseits Muster aus schwarzen, gelb umrandeten Querstreifen auf rotem Untergrund: *Nigrocinctus*-Gruppe, 21 Arten (Abb. 90, 91), andererseits Muster mit Dreiergruppen schwarzer Querstreifen auf rotem Untergrund, die schwarzen Querstreifen der Dreiergruppen durch gelbe Streifen voneinander getrennt: *Ibiboca*-Gruppe, 23 Arten (Abb. 92, 93). Unter den restlichen 14 Arten finden sich solche, die als primitiv aufzufassen sind und als Ursprung der Hauptgruppen gelten können (Abb. 83).

Entsprechend der Annahme, daß Dorsalflecken ursprünglicher sind als Querstreifen, beginnen wir bei 2 Arten mit Dorsalflecken: *M. bernardi* (COPE) und *M. diastema diastema* (DUM. und BIBR.) (*Bernardi*-Gruppe).

Micrurus bernardi (Abb. 84) besitzt dorsal quergestellte ovale schwarze Flecken auf rotem Grunde, *Micrurus diastema diastema* (Abb. 85) runde schwarze Flecken,

¹ Der Ausdruck „Typ“ bezieht sich in diesem Fall auf den Gebrauch des Begriffes für die Schlange, die der Erstbeschreibung einer Art zugrunde liegt.

die durch einen hellen Rand vom roten Untergrund abgesetzt sind. Als Vertreter vom *M. diastema diastema* wurde hier eine von DUMERIL und BIBRON beschriebene Art, *M. epistema* gewählt. Nach SCHMIDT ist diese aber ein Synonym zu *M. diastema diastema*, deren Ausfärbungsweisen des öfteren zu Reduktionen der Querstreifen durch Zusammenziehen des Pigments an den Seiten neigen.

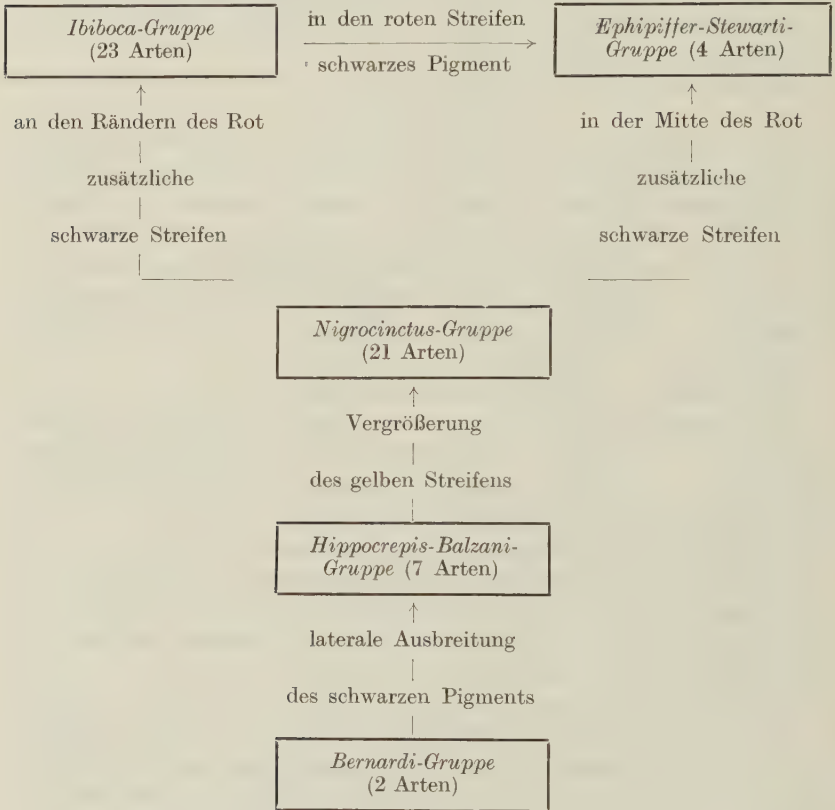


Abb. 83. Ableitung der *Micrurus*-Arten.

Als *Hippocrepis-Balzani-Gruppe* fassen wir 4 Arten zusammen, bei denen schwarze Querstreifen in gleichmäßigen Abständen aufeinander folgen. *M. diastema distans* (KENNICOTT) (Abb. 86) trägt schmale schwarze Querstreifen, die dorsal breiter als lateral und ventral sind. Man könnte sie sich durch laterale Ausbreitung von Dorsalflecken entstanden denken. Sie kann demnach als Übergang zur *Hippocrepis-Balzani-Gruppe* gelten. Bei den anderen Arten der *Hippocrepis-Balzani-Gruppe* verlaufen die Querstreifen in gleichbleibender Breite um den ganzen Körper herum. Lediglich ihre Abstände sind verschieden.

Bei *M. affinis hippocrepis* (PETERS) (Abb. 87) u. a. sind die Abstände der schwarzen Querstreifen größer als ihre eigene Breite. Gleich groß sind die Ab-

stände bei *M. balzani* (BLGR.) (Abb. 88) u. a. und wesentlich kleiner als die Breite der Querstreifen sind die Abstände bei *M. annelatus* (PETERS) (Abb. 89) [nach SCHMIDT Synonym von *M. langsdorffi* (WAGL)]. Sind die hellen Abstände groß, so ist meistens jede einzelne Schuppe in ihnen mit einem schwarzen Fleck versehen.

Als *Nigrocinctus*-Gruppe haben wir Schlangen mit schwarzen, gelb umrandeten Querstreifen auf rotem Grund bezeichnet. Das Gelb beruht wahrscheinlich auf geringerer Dichte desselben Pigments, das auch das Rot hervorbringt. Die *Nigrocinctus*-Gruppe würde sich dann direkt an die *Hippocrepis*-*Balzani*-Gruppen anschließen. Außerdem tritt das Gelb schon als Umrandung von Dorsalflecken auf (*M. diastema diastema*).

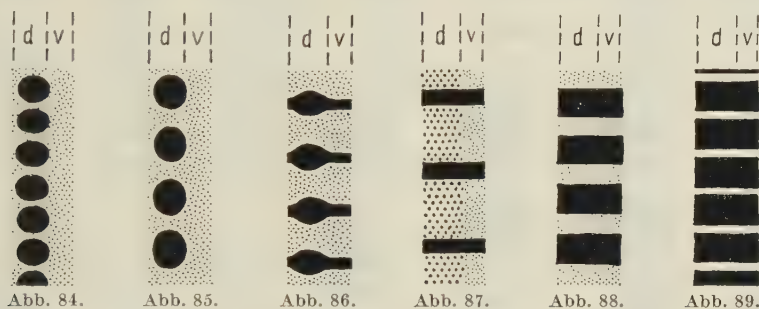


Abb. 84. *Micrurus bernardi* (COPE) Zacualtipan. (Nach COPE.)

Abb. 85. *Micrurus diastema diastema* (DUM. und BIRR.) (= *M. epistema* DUM. und BIRR.), Mexico. (Nach DUM. und BIRR. und SCHMIDT.)

Abb. 86. *Micrurus diastema distans* (KENN.). Mexico. (Nach KENNICOTT.)

Abb. 87. *Micrurus affinis hippocrepis* (PETERS). Costa Rica. (Nach PETERS.)

Abb. 88. *Micrurus balzani* (BLGR.). Amazonas-Gebiet. (Nach BOULENGER.)

Abb. 89. *Micrurus langsdorffi* (WAGL.) (= *M. annelatus* PETERS). Amazonas-Gebiet. (Nach PETERS und SCHMIDT.)

Bei *M. diastema distans* (K.), *M. nigrocinctus zunilensis* (SCHMIDT) (Abb. 90) u. a. weisen die Autoren auf kaum sichtbare, helle Streifen, die die schwarzen Querstreifen umgeben, besonders hin. Bei verschiedenen anderen Arten verbreitern sich die gelben Streifen erheblich. Die roten Zonen können einerseits vollkommen frei von schwarzem Pigment sein (*M. nigr. zunilensis*) (Abb. 90), andererseits kann jede einzelne Schuppe in ihnen einen schwarzen Fleck besitzen [*M. nigr. mosquitensis* (SCHMIDT) (Abb. 91)]. Von solchen Arten gelangt man einerseits zur *Ibiboca*-Gruppe, andererseits zur *Ehipiffier-Stewarti*-Gruppe.

Als *Ibiboca*-Gruppe haben wir Schlangen mit Dreiergruppen schwarzer Querstreifen auf rotem Untergrund bezeichnet; die schwarzen Querstreifen der Dreiergruppen durch gelbe Streifen voneinander getrennt.

Bei *M. dumerilii* (JAN) (Abb. 92) und *M. nuchalis* (SCHMIDT) konzentrieren sich teilweise die schwarzen Pigmentflecken auf den Schuppen im roten Untergrund an dessen Randzonen beim Übergang vom Rot zum Gelb. So entstehen zusätzliche schmale, schwarze Querstreifen, die das Rot vom Gelb trennen. Diese sekundären schwarzen Querstreifen weiter ausgebreitet finden wir z. B. bei *M. ibiboca* (COPE) (Abb. 93), die damit die charakteristische Dreiergruppe aufweist.

Als *Ephipiffer-Stewarti-Gruppe* bezeichnen wir Schlangen mit abwechselnd breiten und schmalen schwarzen Querstreifen. Wir leiten sie zunächst von der *Nigrocinctus-Gruppe* wie folgt ab.

Bei *M. affinis aglaeope* (COPE) (Abb. 94) konzentrieren sich die schwarzen Pigmentflecken auf den Schuppen im roten Untergrund in dessen Mitte. Es entsteht ein schmaler schwarzer Querstreifen, der den roten Untergrund teilt. Durch Vergrößerung dieses Teilungsstreifens leitet man die verschiedenen anderen Arten dieser Gruppe ab [*M. ruatanus* (GTHR.) (Abb. 95), *M. stewarti* (BARB. & AMARAL) (Abb. 96) und *M. ephipiffer* (COPE) (Abb. 97.)

Außerdem gelangt man zur *Ephipiffer-Stewarti-Gruppe* auf einem zweiten Weg von der *Ibiboca-Gruppe* ausgehend.

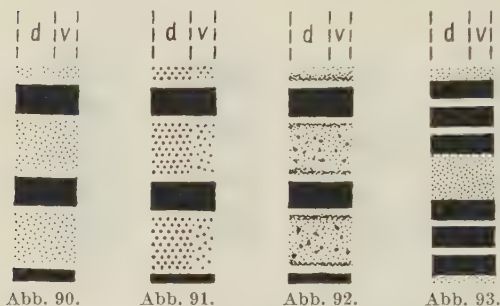


Abb. 90. *Micrurus nigrocinctus zunilensis* (SCHMIDT). Guatemala. (Nach SCHMIDT.)

Abb. 91. *Micrurus nigrocinctus mosquitensis* (SCHMIDT). Costa Rica. (Nach SCHMIDT.)

Abb. 92. *Micrurus dumerilii* (JAN). Süd-Amerika. (Nach JAN.)

Abb. 93. *Micrurus ibiboca* (MERREM). Brasilien. (Nach MERREM und SCHMIDT.)

SCHMIDT (1925) beschreibt nämlich innerhalb der Unterart *M. tschudii tschudii* (JAN) „Übergangsformen von einem dreifarbigem zu einem zweifarbigem Muster“. Er sagt, daß bei einem Individuum ventral die beiden äußeren schwarzen Querstreifen zweier Dreiergruppen miteinander verschmolzen seien, d. h. Rot nur noch dorsal auftritt. Bei einem weiteren Individuum (Abb. 99) seien teilweise die Querstreifen auch dorsal verschmolzen und das Rot an diesen Stellen vollständig verschwunden, analog wie es auch bei *M. spirii* (WAGE) (Abb. 98) ab und zu vorkommt. Bei einem anderen Individuum (Abb. 100) be-

schreibt SCHMIDT, daß sich schwarzes Pigment in Form von zwei parallelen Querstreifen im roten Untergrund konzentriert. Und schließlich erwähnte er noch ein Individuum, bei dem das Verschwinden des roten Untergrundes ziemlich regelmäßig auf der ganzen Schlange auftritt, d. h. bei der nur noch wenig von dem ursprünglich roten Untergrund als einzelne Flecken sichtbar wird. Würde diese Verschmelzung durchgängig und vollständig stattfinden, so käme man zu abwechselnd breiten und schmalen Querstreifen, wie wir es bei der *Ephipiffer-Stewarti-Gruppe* vorfinden (Abb. 96).

Micrurus narducci (JAN) (Abb. 101) wird als dorsal ganz schwarz beschrieben. Man kann sie von *M. annelatus* (*Hippocrepis-Balzani-Gruppe*) mit schmalen hellen Querstreifen zwischen breiten schwarzen Querstreifen ableiten.

Die große Variabilität der Muster dieser Arten drückt sich darin aus, daß sie noch in Unterarten aufgeteilt werden (*M. affinis* u. a.). Früher wurden die Unterarten von *M. diastema* und *M. langsdorffi* als eigene Arten beschrieben.

Die geographische Verbreitung der *Micrurus*-Arten gibt weitere Anhaltspunkte über Zusammenhänge der Gruppen untereinander. Die

Verbreitungsgebiete der *Nigrocinctus*- und *Ibiboca*-Gruppe überschneiden sich nur in der Mitte ihres gemeinsamen Verbreitungskreises. Dieses gemeinsam bewohnte Gebiet erstreckt sich bis 10° nördlich und 10° südlich vom Äquator. Die *Nigrocinctus*-Gruppe breitet sich weiter nach Norden etwa bis zum 20. Grad, die *Ibiboca*-Gruppe weiter nach Süden etwa bis zum 35. Grad aus.

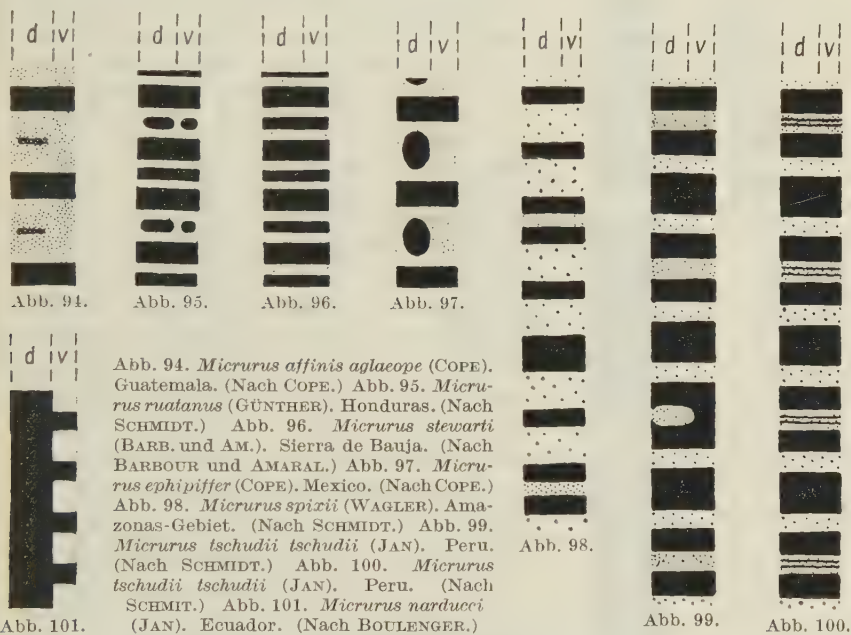


Abb. 94. *Micrurus affinis aglaeope* (COPE). Guatemala. (Nach COPE.) Abb. 95. *Micrurus ruatanus* (GÜNTHER), Honduras. (Nach SCHMIDT.) Abb. 96. *Micrurus stewarti* (BARB. und AM.), Sierra de Bauja. (Nach BARBOUR und AMARAL.) Abb. 97. *Micrurus ephippifer* (COPE), Mexico. (Nach COPE.) Abb. 98. *Micrurus spixii* (WAGLER), Amazonas-Gebiet. (Nach SCHMIDT.) Abb. 99. *Micrurus tschudii tschudii* (JAN), Peru. (Nach SCHMIDT.) Abb. 100. *Micrurus tschudii tschudii* (JAN), Peru. (Nach SCHMIT.) Abb. 101. *Micrurus narducci* (JAN), Ecuador. (Nach BOULENGER.)

Die Arten der *Ephippifer-Stewarti*-Gruppe, die sich von der nördlich gelegenen *Nigrocinctus*-Gruppe ableiten lassen, kommen auch im nördlichen Teil der gleichen Gegend, nämlich in Mittelamerika, vor.

Die *Hippocrepsis-Balzani*-Gruppe kommt in einem Gebiet nördlich zwischen dem 15. und 20. Grad und in einem zweiten Gebiet südlich zwischen dem 1. bis 15. Grad vor. Beide Gebiete liegen innerhalb des gemeinsamen Verbreitungskreises der beiden Hauptgruppen, was ihrem Charakter als Grundform entspricht.

Die beiden Arten, die die *Bernardi*-Gruppe mit den ursprünglichsten Merkmalen vertreten, kommen in Mexiko vor und stehen im Verbreitungsgebiet der *Nigrocinctus*-Gruppe.

Die dunkle Art *M. narducci* tritt in Südamerika, in Ekuador, Peru und Bolivien auf. Dies entspräche ihrer Ableitung von der südlichen *Ibiboca*-Gruppe.

Die Ergebnisse der vergleichend morphologischen Untersuchung stimmen mit den Verhältnissen in der geographischen Verbreitung

überein. Dies ist eine Bestätigung dafür, daß unsere zunächst nur typologische Ableitung auch Vorstellungen über die Phylogenie erlaubt.

In den 5 soeben beschriebenen Gruppen sind die Symmetrieverhältnisse nicht immer gleich. In den *Bernardi*- und *Hippocrepis-Balzani*-Gruppen treten die einfachsten Verhältnisse auf: durch die roten wie auch durch die schwarzen Zonen



Abb. 102.

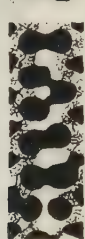
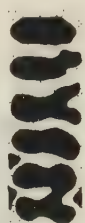


Abb. 103.

Abb. 102. *Homeroselaps lacteus*
A. Südafrika. 0,15 m. (Brit.
Museum.)

Abb. 103 v. m. h. *Homeroselaps lacteus* C 6051. Südafrika.
0,40 m. (Museum Basel.)

können Symmetrieachsen gelegt werden. Bei der *Nigrocinctus*-Gruppe kann man Symmetrieachsen durch den schwarzen und den roten Querstreifen legen. Bei den Arten mit Dreiergruppen (*Ibiboca*-Gruppe) kann man nur durch den mittleren schwarzen und durch den roten Querstreifen Symmetrieachsen legen. In der *Ephippiffer-Stewarti*-Gruppe ist die Bildung einer Symmetrieebene überhaupt nur in den schwarzen Elementen möglich.

4. Die Gattungen *Homeroselaps* und *Pelamis*.

Ebenso wie in der Gattung *Dipsas* kommen in den beiden Gattungen *Homeroselaps* und *Pelamis* Muster vor, deren Elemente nach hinten zu eine Auflösung in ihre ursprünglichen Elemente erfahren. Die Gattung *Homeroselaps* gehört zu den *Elapidae*. Sie wird durch 2 Arten vertreten: *H. lacteus* mit 3 Mustervarianten und *H. dorsalis*. Die Gattung *Pelamis* gehört zu den *Hydrophiidae*. Von ihr gibt es nur eine Art, *P. platurus*, deren Muster aber äußerst variabel ist.

Von *H. lacteus* (L.) (Abb. 102) besteht eine erste Mustervariante A (BOULENGER) aus 2 mehr oder weniger regelmäßigen Fleckenreihen, die teilweise Gleitspiegelung zeigen, teilweise miteinander verschmolzen sind. Längs der dorsalen Mittellinie zieht sich — auch über die schwarzen Elemente hinweg — ein roter Streifen.

Eine zweite Variante (BOULENGER) zeigt vorn (Abb. 103 v) 2—3 ausgeprägte Querstreifen, die in Fleckenreihen übergehen (Abb. 103 m), die noch miteinander querverschmolzen sind und teilweise gegenseitig verschoben werden. Ungefähr

von der Mitte an (Abb. 103 h) weichen die Flecken immer weiter auseinander. Schon vorn besteht zwischen den schwarzen Flecken eine schwache rote Mittellinie. Durch das Auseinanderweichen der Flecken tritt sie immer mehr hervor und führt ununterbrochen bis zum Schwanzende. Lateral treten Flecken auf, die nach hinten zu immer größer werden, um zum Schwanz hin sich allmählich in unregelmäßiger begrenzte Pigmentanhäufungen fortzusetzen.

Eine dritte Variante D (BOULENGER) ist ganz schwarz, trägt aber auf jeder Schuppe noch einen gelben Fleck. Eine orange Mittellinie ist auch hier vorhanden.

H. dorsalis (SMITH) besitzt ein vollkommen anderes Muster als *H. lacteus*: 2 schwarze Längsstreifen auf hellem Grund ohne roten Mittelstreifen.

Der Charakter der verschiedenen Mustervariationen von *Pelamis platurus* (L.) ist ein ganz anderer als bei *Homeroselaps*. Handelt es sich hier doch um Längsstreifen und Flecken, die in besonderer Weise auf dem walzenförmigen Körper und dem lateral abgeplatteten Schwanz verteilt sind. Die Art ist sehr weit verbreitet; hauptsächlich kommt sie im Indischen und Japanischen Meeresgebiet und in den Flüssen dort vor. Es ist nicht leicht ihre Mustervarianten gegeneinander abzugrenzen, da es alle erdenklichen Übergänge zwischen ihnen gibt. In der folgenden Beschreibung wird die Nomenklatur und Einteilung von M. A. SMITH (1943) übernommen.

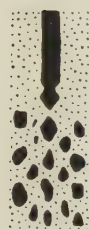


Abb. 104.



Abb. 105.



Abb. 106.



Abb. 107.



Abb. 108.



Abb. 109.

Abb. 104. *Pelamis platurus*, Var. 1. Übergang vom Körper zum Schwanz. (Brit. Museum.)

Abb. 105. *Pelamis platurus*, Var. 2. Übergang vom Körper zum Schwanz. (Brit. Museum.)

Abb. 106. *Pelamis platurus*, Var. 3. Körpermitte. (Brit. Museum.)

Abb. 107. *Pelamis platurus*, Var. 4, 5. Übergang vom Körper zum Schwanz. (Brit. Museum.)

Abb. 108. *Pelamis platurus*, Var. 6. Körpermitte. (Brit. Museum.)

Abb. 109. *Pelamis platurus*, Var. 7. Dorsal (d) und ventral (v). (Brit. Museum.)

Abgesehen von einer Variation tritt vom Kopf bis zur Mitte oder gar bis zum Schwanz stets ein schwarzer Mittelstreifen auf. Dieser löst sich beim Schwanz bei den Variationen 1—4 (Abb. 104—107) in einzelne Flecken auf. Der Untergrund — auch ventral — ist zunächst einfach hell. Ausschließlich diese Verhältnisse zeigt Variation 3 (Abb. 106).

Bei Variation 1 (Abb. 104) treten auf dem lateral abgeplatteten Schwanz neben den dorsalen schwarzen Flecken noch laterale Flecken in den b- und c-Zonen auf, die ungleich groß sind.

Variation 2 (Abb. 105) zeigt am Schwanz eine mit der Dorsalfleckenreihe regelmäßig alternierende Lateralfleckenreihe. Der schwarze Dorsalstreifen ist vor dem Schwanz gegen den lateral und ventral braunen Untergrund durch einen gelben Streifen getrennt.

Bei Variation 4, 5 (Abb. 107) treten auch vor dem Schwanz lateral ungefähr vier Längsreihen schwarzer kleiner Flecken auf. Die zwei am weitesten ventral gelegenen Reihen sind fast miteinander zu Längsstreifen verschmolzen. Am Schwanz verschmelzen alle lateralen Elemente, so daß nur noch in der Mitte der nunmehr in Flecken aufgelöste dorsale Längsstreifen selbständig ist.

Bei Variation 6 (Abb. 108) zeigt der dorsale Mittelstreifen von der Körpermitte an laterale Ausbuchtungen. Zwischen diese treten weiter lateral Flecken auf, die von einer zweiten lateralen, kleineren Fleckenreihe gefolgt werden.

Bei Variation 7 (Abb. 109) fehlt der dorsale Mittelstreifen, und es treten auf der ganzen Schlange Querbänder, die sämtliche Zonen umfassen, auf. Sie sind manchmal gegeneinander etwas verschoben und alternieren regelmäßig mit ventral stehenden Flecken.

5. Die Gattung *Bitis*.

Die Gattung *Bitis* umfaßt 9 Arten. Sie gehört der Familie der *Viperidae* an, die als hochspezialisiert angesehen ist. Die bei *Bitis* auftretenden Mustertypen kann man in 2 Gruppen teilen, einerseits in solche mit Fleckenreihen in verschiedener Form, Zahl und Verschmelzung und andererseits in sehr komplizierte Ausgestaltungen, die in der Ge-

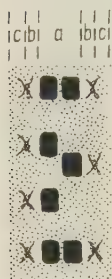


Abb. 110.

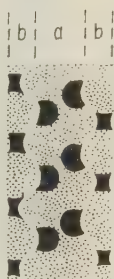


Abb. 111.



Abb. 112.

Abb. 110. *Bitis inornata*. 11. 2. 4. α Südafrika. 0,35 m. (Brit. Museum.)

Abb. 111. *Bitis worthingtoni* 12361. Kenya Colon. 0,40 m. (Museum Basel.)

Abb. 112. *Bitis atropos* 6052. Kapstadt. 0,40 m. (Museum Basel.)

samtheit der Muster bei den Schlangen einzig da stehen. Die erste Gruppe umfaßt 6, die zweite 3 Arten. Bei *Bitis* läßt sich eine typologische Reihe aufstellen, die den Übergang von einer getrennten a-Zone (Abb. 110—112) zu einer verschmolzenen a-Zone zeigt (Abb. 113—123).

Das Auftreten von Jugendmustern konnte nur für eine Art, nämlich *Bitis caudalis* (SMITH) belegt werden. Bei den anderen

Arten war ein Unterschied zwischen Jugend- und Adultmuster nicht zu erkennen, allerdings waren bei ihnen auch nicht so ausgesprochen kleine Stadien (17 cm) wie bei *B. caudalis* vorhanden.

Die Muster bei *Bitis inornata*, *B. worthingtoni* und *B. atropos* bestehen in allen 3 Fällen aus 4 Längsreihen von Flecken. Bei *Bitis inornata* (SMITH) (Abb. 110) haben diese Flecken in der a-Zone quadratische Form und stehen sich genau gegenüber. Gelegentlich auftretende Ausnahmen kommen dadurch zustande, daß ein Musterelement auf einer Seite ausfällt und das zunächststehende den zwei Musterelementen der anderen Seite zugleich angehört, indem es alternierend steht. Die an die Dorsalelemente anschließenden Lateralelemente bestehen aus einer Kreuzfigur, oder, wie man auch sagen kann, aus zwei an den Spitzen zusammengesetzten Dreiecksfiguren. Sie sind wahrscheinlich Elemente der b- und c-Zonen. Von den Elementen der a-Zone werden sie durch eine helle Zone, die sich von dem allgemein dunklen Untergrund abhebt, getrennt.

Bei den nächsten beiden Arten, *Bitis worthingtoni* (PARK.) (Abb. 111) und *B. atropos* (L.) (Abb. 112) sind die beiden Flecken in der a-Zone halbkugelförmig, und zwar mit ihrer Basis der Lateralfäche zugekehrt. Bei ersterer berührt eine helle Wellenlinie die Flecken wie auch die miteinander verschmolzenen Elemente der b- und c-Zonen. Bei *Bitis atropos* schließen die halbkugeligen lateralen Musterelemente fast unmittelbar an die Elemente der a-Zone an. Die Basen der halb-

kugeligen Elemente der a- und b-Zonen sind gegeneinander gekehrt. Bei beiden Arten sind sämtliche Musterelemente in den 4 Zonen gegeneinander verschoben, d. h. zeigen Gleitspiegelung.

Bitis cornuta (DAUD.) bildet einen Übergang zu einer Gruppe von Mustertypen, die nur eine dorsale Fleckenreihe besitzen. Wir fanden nämlich bei *B. cornuta* Exemplare mit 6 (2 in der a- und je 2 in den b- und c-Zonen) und mit 3 bzw. 5 (eine in der a- und je 2 in b- und teilweise in c-Zone) Längsreihen von Flecken.

Die dorsalen Musterelemente des Exemplars I (Abb. 113) mit 6 Längsreihen sind bereits miteinander verschmolzen. Sie zeigen eine keilartige Form, die durch helle Umrandung von dem gleichmäßig grauen Untergrund getrennt ist. An wenigen Stellen sind die Musterelemente nicht verschmolzen, sondern alternieren miteinander. Die Elemente der b-Zonen, deren Stellung häufig den Zwischenräumen der a-Zonenelemente entspricht, haben zum Teil rechteckige oder dreieckige Formen. In der c-Zone befindet sich undeutlich und von unregelmäßiger Gestalt eine zweite Längsreihe kleiner Flecken.

Exemplar II (Abb. 114) und Exemplar III (Abb. 115) besitzen vollkommen miteinander verschmolzene a-Zonenelemente. Exemplar II läßt die ursprüngliche keilartige Form noch erkennen, indem in jedem Musterelement ein verstärkter, schmaler Pigmentstreifen in dieser Form auftritt, sich aber cranial auflöst. Die wenig ausgeprägten Musterelemente der b-Zone stehen zu den a-Zonenelementen entsprechend. Die rechteckigen Musterelemente der a-Zone des Exemplars III zeigen in der dorsalen Mittellinie eine Verjüngung. Ihnen entsprechen in ihrer Stellung die bikonkaven lateralen Musterelemente der b-Zone.

Bitis peringueyi (BLGR.) (Abb. 116) und *B. caudalis* (SMITH) (Abb. 117—119) zeigen typische Muster mit einer Reihe Flecken in der a-Zone. Die dorsalen Musterelemente der erstgenannten Art sind rautenförmig und liegen auf hellem Grund, während die quadratischen Elemente der b-Zone weniger kontrastiert sind und auf grauem Untergrund liegen. Außerdem sind sie in ihrer Stellung zu den a-Zonenelementen nicht sehr eindeutig, indem sie einerseits mit ihnen alternieren, andererseits ihnen entsprechen.

Von *Bitis caudalis* stand uns ein 17 cm großes Exemplar (I) (Abb. 117) zur Verfügung, dessen Muster im Vergleich zu den anderen, etwas größeren Exemplaren (II, III) wohl als Jugendmuster aufgefaßt werden kann¹. Es zeigt eine Reihe länglich rechteckiger Musterelemente in der a-Zone, in den b-Zonen — mit ihnen alternierend — ebenfalls länglich rechteckige Musterelemente, die aber etwas kürzer als die der a-Zone sind. Alle Elemente liegen auf gleichförmig grauem Untergrund.

Die beiden anderen Exemplare II und III zeigten verschiedene Ausgestaltungen. Das Exemplar II (Abb. 118) besitzt die quadratischen Musterelemente in der a-Zone, jedoch nicht mehr so in die Länge gezogen, und jedes Element ist gegen cranial und caudal zu dunkler als in seiner Mitte. Von den hellen Zonen zwischen den a-Zonenelementen ausgehend befinden sich auf den Lateralseiten meist offene Ringe, nicht so dunkel pigmentiert wie die a-Zonenelemente und auf etwas dunklerem Untergrund als diese.

Das Exemplar III (Abb. 119) zeigt in der a-Zone dieselbe Ausgestaltung wie Exemplar II. In der b-Zone dagegen entsprechen die hier ovalen Musterelemente in ihrer Stellung den a-Zonenelementen genau.

Die beiden Arten *Bitis gabonica* (HALLOW.) und *B. nasicornis* (SHAW) zeigen Muster von hoher Regelmäßigkeit bei komplizierter Anordnung. Durch die vielfachen Kontraste entstehen so Muster von ausgesprochen

¹ Das Grundschema (Abb. 1) entspricht übrigens diesem Muster bis auf das Fehlen der c-Zone genau.

ornamentalen Charakter. Jedoch ist es auch hier möglich, diese zunächst so eigenartigen Formen an die zuvor beschriebenen, einfacheren Formen in verschiedener Weise anzuschließen.

Die a-Zone von *Bitis gabonica* (Abb. 120) kann man vielleicht von der a-Zone von *B. caudalis* II, III (Abb. 118, 119) ableiten, indem man sich die rechteckigen Elemente in ihrer Mitte (wo sie an sich schon heller sind) quer derart durchgeteilt denkt, daß einander entgegengesetzte Dreiecksfiguren entstehen. Der rechteckige Raum zwischen diesen, im ganzen gesehen sanduhrförmigen Musterelementen, ist hell, die „Sanduhr“ selbst ist auch durch helle Umrandung vom dunklen Untergrund getrennt. Die „offenen Dreiecke“ in der b-Zone liegen willkürlich, einmal dem hellen Zwischenraum, einmal dem „Sanduhrelement“ an. Die Elemente in



Abb. 113.



Abb. 114.

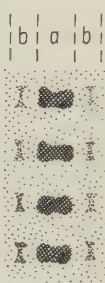


Abb. 115.

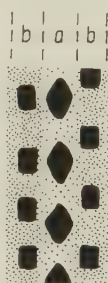


Abb. 116.

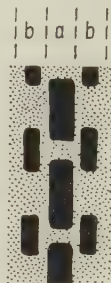


Abb. 117.

Abb. 113. *Bitis cornuta* I 2485. Namaqualand. 0,20 m. (Museum Basel.)

Abb. 114. *Bitis cornuta* II 1898. 2. 10. 7. Namaqualand. 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 115. *Bitis cornuta* III 1888. 2. 29. 7. Kuysua. 0,25 m. (Brit. Museum.)

Abb. 116. *Bitis peringueyi* 1905. 5. 29. 41. Angola. 0,35 m. (Brit. Museum.)

Abb. 117. *Bitis caudalis* I 1936. 8. 1. 737. Südwestafrika. 0,17 m. (Brit. Museum.)

der b- und c-Zone bestehen aus 2 mehr oder weniger spitzen Dreiecken, die ähnlich wie bei *B. inornata* oder *B. arietans* (s. unten) aus den Elementen der 2 Zonen zusammengesetzt sind. Nur nehmen sie hier ein viel größeres Ausmaß an; beanspruchen sie doch mehr Raum als die a-Zonenelemente, was der dorsoventralen Abplattung der Schlange entsprechen würde. Die Paare der Elemente der b- und c-Zone sind durch einen hellen Querstreifen voneinander getrennt und werden durch eine helle Umrandung hervorgehoben.

Das Muster in der a-Zone bei *Bitis nasicornis* (SHAW) zeigt im Prinzip die gleiche Anordnung der Musterelemente wie *B. gabonica*. Exemplar I (Abb. 121 v) weist vorn die größte Ähnlichkeit mit *B. gabonica* auf. Statt des „Sanduhrelements“ treten rautenförmige Musterelemente auf, die sich je 2 zu 2 an den Spitzen berühren. Zwischen ihnen befindet sich ein größerer beiderseits eingekerbter heller Raum, der im Leben von blauer Farbe ist. Die ganze helle Figur mit den sie begrenzenden beiden rautenförmigen Elementen nimmt gegen die Körpermitte hin, zu der nach vorn und hinten auf sie folgenden derartigen Figur einen größeren Abstand ein (Abb. 121 m), verhält sich also offensichtlich „zusammengehörig“. An den hellen Raum stoßen lateral die dreieckigen Elemente der b-Zone an. Sie sind kleiner als bei *B. gabonica* und sind vollkommen mit Pigment ausgefüllt. Die Elemente der c-Zone zeigen sich vorn als strichartige Verlängerung (Abb. 121 v) der Dreiecke. Von der Körpermitte an (Abb. 121 m) treten sie aber in großen halbkugelförmigen oder offenen dreieckigen Elementen auf.

Bei Exemplar II und III (Abb. 122 v, m) beobachtet man an allen Körperstellen unregelmäßige Abstände zwischen den Musterelementen. In der Mitte der hellen eingekerbten Zone treten gelegentlich kleinere oder größere schwarze Flecken auf, die wir vorerst noch nicht deuten können. Die Lateralelemente der b-Zone entsprechen nicht mehr genau den hellen eingekerbten Zonen und orientieren sich strenger nach den c-Zonenelementen.

Bitis gabonica und *B. nasicornis* sind Fälle, bei denen das Muster der b- und c-Zone ein deutlich selbständiges System bildet.

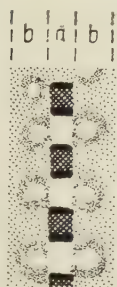


Abb. 118.

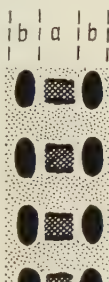


Abb. 119.



Abb. 120.

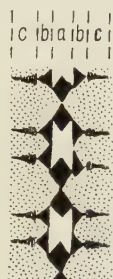


Abb. 121.

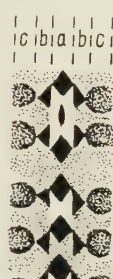


Abb. 122.

Abb. 118. *Bitis caudalis* II 2487. Namaqualand. 0,40 m. (Museum Basel.)

Abb. 119. *Bitis caudalis* III. Damaraland. (Museum Basel.)

Abb. 120. *Bitis gabonica* 13843. Kamerun. 1,00 m. (Museum Basel.)

Abb. 121 v, m. *Bitis nasicornis* I 529. West-Afrika. 0,30 m. (Brit. Museum.)

Abb. 122. *Bitis nasicornis* II 1883. 7. 26. West-Afrika. 0,20 m. (Brit. Museum.)



Abb. 121.



Abb. 122.

Die drei Exemplare von *Bitis arietans* (WAGL.) die uns zur Verfügung standen, zeigen in der a-Zone vorn keilartige Musterelemente (Abb. 123 a), ähnlich wie sie schon bei *B. cornuta* II (Abb. 114) beschrieben wurden, während sie in der Körpermitte und am Schwanz differieren. Die Keile sind hier lediglich ausgeprägter, da sie spitzer zulaufen und von dem gesamten Musterelement gebildet werden. Sie folgen so dicht aufeinander, daß nur kleine — natürlich ebenfalls keilförmige — helle Musterelemente entstehen. Sie können durch besonders kräftige Pigmentierung an ihrer Basis hervorgehoben werden. Die Elemente der b- und c-Zone alternieren mit denen der a-Zone, d. h. befinden sich immer an der Stelle, an der der helle Keil diese Zone erreicht. Sie sind aber in ihrer Form undeutlich, entweder bestehen sie aus mehr oder weniger gut geformten Dreiecken, die mit ihren Spitzen gegeneinander stehen, oder nur aus einem größeren und einem kleineren Fleck.

Die Ausfärbungsweise in der Körpermitte und am Schwanz läßt schließen, daß die oben genannten hellen „Keile“ aus 3 Komponenten bestehen, wie es in Abb. 123 b als Schema dargestellt ist: nämlich aus einem waagerechten Mittelstück und zwei senkrechten nach kranial zeigenden Verlängerungen. Diese können sich jetzt, wie bei Tier II und III (Abb. 123 d) in der Körpermitte unregelmäßig von ihrem breiten Mittelstück trennen und selbständig erscheinen, oder sich an das

vorhergehende anschließen. Exemplar I (Abb. 123 c) zeigt einen solchen Anschluß an das vorhergehende Mittelstück ziemlich regelmäßig. Und zwar haben sich möglicherweise durch Lateralverschiebung nur die rechten Verlängerungen von ihrem Mittelstück gelöst, um am vorhergehenden Anschluß zu finden. Die Elemente der b- und c-Zonen sind bei allen drei Exemplaren in der Mitte und hinten noch undeut-

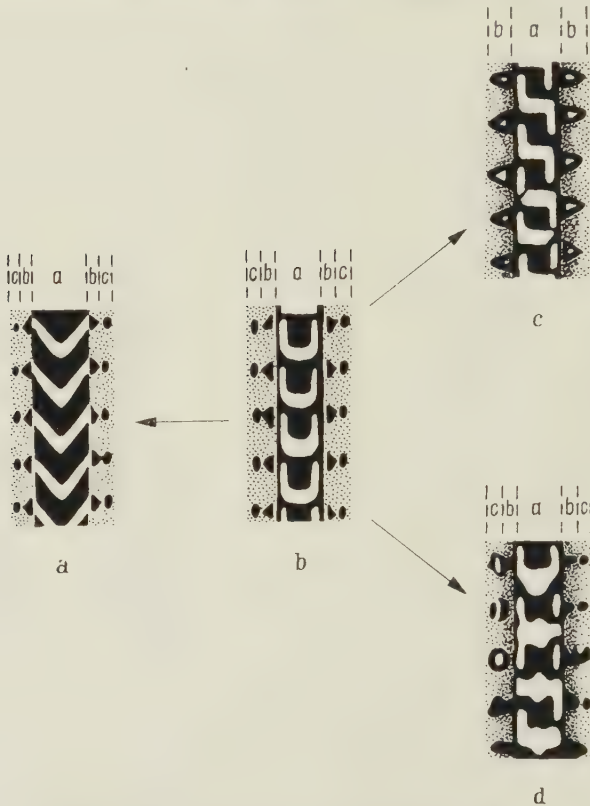


Abb. 123 a—d. a *Bitis arietans* I 1951. 1. 4. 50. Tanganyika. 0,20 m, vorn (schematisiert) (Brit. Museum); *Bitis arietans* II 1928. 10. 19. 83. Ostafrika. 0,25 m, vorn (schematisiert) (Brit. Museum.) und *Bitis arietans* III 1894. 2. 13. 25. Zomba. 0,30 m, vorn (schematisiert) (Brit. Museum.) b Hypothetische Übergangsform des Musters von *Bitis arietans*. c *Bitis arietans* I 1951. 1. 4. 50. Tanganyika. 0,20 m, Mitte (schematisiert). (Brit. Museum.) d *Bitis arietans* II 1928. 10. 19. 83. Ostafrika. 0,25 m, Mitte (schematisiert) (Brit. Museum) und *Bitis arietans* III 1894. 2. 13. 25. Zomba. 0,30 m, Mitte (schematisiert). (Brit. Museum.)

licher in der zum Teil allgemeinen Verdunkelung des Untergrundes geworden, aber sie lassen sich doch vielfach noch auf ihre Form am Vorderende zurückführen.

Zusammenfassend kann man über die zum Teil schwierig zu interpretierenden Muster der Gattung *Bitis* sagen, daß bei ihnen eine Häufung spitzwinkliger Formen festzustellen ist, mögen sie als ausgefüllte Fläche oder nur als schmale Bänder vorliegen, mögen sie dorsal oder lateral vorkommen.

VI. Diskussion.

1. Ableitung der 3 Mustertypen und vermutliche Zusammenhänge zwischen den 5 Ausfärbungstypen.

Es wurde bereits im Anfang der speziellen Untersuchungen auf die Beziehungen, die zwischen den Mustertypen bestehen, hingewiesen. Es

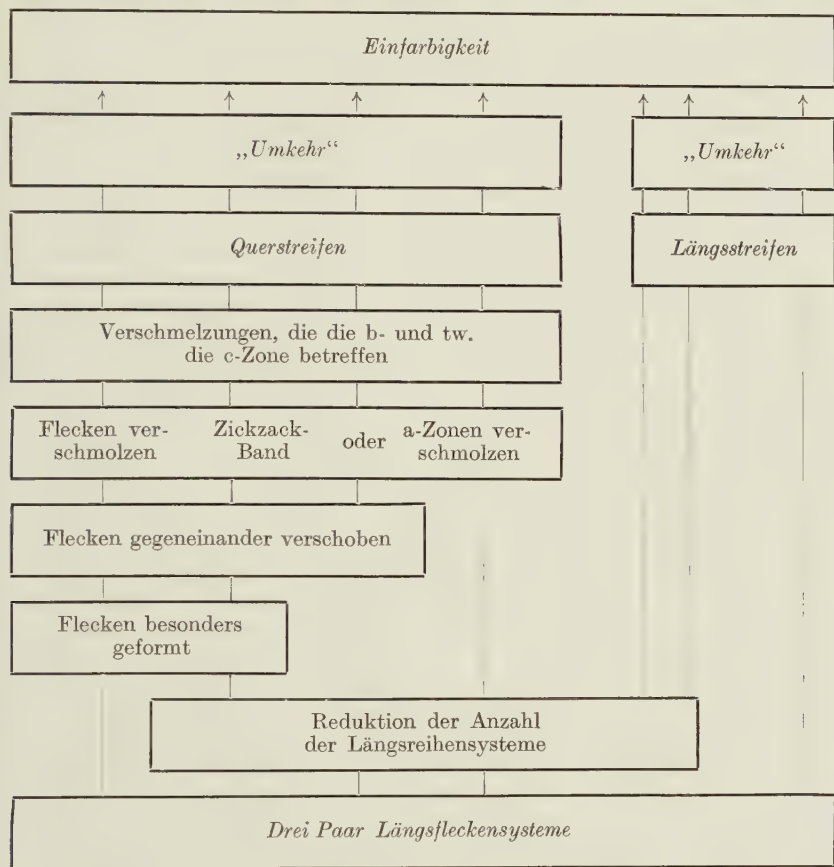


Abb. 124. Ableitung der 3 Mustertypen.

wurde zu begründen versucht, daß die primäre Ausgestaltung der Muster Flecken seien, während die Längsstreifen, die Querstreifen und die Einfarbigkeit als sekundäre Bildungen zu betrachten wären. Der Reihenfolge der Mustertypen geht auch ein bestimmter Wert der Muster parallel (s. unten). Die Abwandlungen dieser Typen sollen nun generell an Hand eines Schemas besprochen werden (Abb. 124).

Die Tendenz der Abwandlungen, die von den Flecken über die Längs- und Querstreifen hinweg zur Einfarbigkeit hinführt, wird einer-

seits in dem Hervorbringen komplizierterer Musterelemente und andererseits in einer Vergrößerung der Musterelemente, die zu mehr oder weniger weitgreifenden Verschmelzungen gehen kann, gesehen.

Die Tendenz zur Ausbreitung der Flecken führt — vor der „Umkehr“ des Musters, das ist das Erscheinen heller Musterelemente — einerseits zu Querstreifen, andererseits zu Längsstreifen. Zur Längsstreifenbildung führt naturgemäß nur ein einziger mehr oder weniger direkter Weg, denn die Flecken brauchen nur in den einzelnen Systemen in longitudinaler Richtung miteinander zu verschmelzen. Für die Bildung der Querstreifen kann man sich dagegen eine viel größere Anzahl von Variationen denken. In der Tat nötigt uns das Studium unserer Objekte zur Annahme anderer, verschiedenartiger Wege, nach denen sie erfolgt sein dürfte.

In den beiden Bildungsrichtungen jedoch kann eine zusätzliche Tendenz zur Reduktion der Anzahl von Längssystemen auftreten: entweder Verschmelzung der beiden a-Zonen miteinander zu einem einheitlichen System, oder Reduktion der lateralen Systeme! Man kann hier einen graduellen Unterschied feststellen: je weiter von der Dorsallinie entfernt, desto leichter kann ein System der Reduktion unterliegen, d. h. verschwinden, was auffällig durch die häufig unregelmäßige Form der Musterelemente in der Zone c ausgedrückt wird.

Die Verschmelzung der beiden a-Zonen ist wohl eine der häufigsten Abwandlungen. Auf diese Weise entsteht eine mittlere Flecken- oder Längsstreifenreihe, wie sie z. B. bei *Elaphe triaspis* (Abb. 33) noch unvollständig, aber bei *Elaphe catenifer* (Abb. 34), *Python molurus* (Abb. 2), *Boa diviniloqua* (Abb. 28) und *Bitis caudalis* (Abb. 117—119) ausgeprägt zu sehen ist.

Von hier aus kann die Entwicklung zu den Querstreifen in zwei Richtungen weitergehen. Bei der einen Variation breiten sich die dorsalen Flecken nach lateral hin aus, stoßen mit den b-Zonenelementen zusammen oder verschmelzen gar mit ihnen und den c-Zonenelementen [z. B. *Python spilotes* (Abb. 7), *Boa constrictor* (Abb. 24), *Boa mexicanus* (Abb. 26), *Elaphe schrenkii* (Abb. 35), *Oligodon albocinctus* (Abb. 56)], oder diese Mittelflecken können sich zu besonders differenzierten Musterelementen ausbilden [z. B. *Elaphe scalaris* (Abb. 44), *Elaphe taeniurus* (Abb. 40v), *Bitis cornuta* (Abb. 113), *Bitis gabonica* (Abb. 120), *Bitis nasicornis* (Abb. 121, 122)].

Beim anderen Weg der Variation bleiben zunächst die getrennten a-Zonen erhalten. Dabei zeigt sich streckenweise oder auf der ganzen Schlange häufig die sogenannte Gleitspiegelung. Das heißt, die Musterelemente, die undifferenziert [z. B. *Elaphe triaspis* (Abb. 33), *Oligodon taeniolatus* (Abb. 57)] oder besonders geformt sein können [z. B. *Bitis*

worthingtoni (Abb. 111)], stehen sich nicht mehr genau gegenüber, sondern sind etwas gegeneinander verschoben. Die beiden Lateralsysteme verhalten sich in ihrer Stellung zueinander — soweit sie überhaupt vollständig vorhanden sind — oft ebenso wie die Dorsalsysteme.

Bei den undifferenzierten Musterelementen kann man auch ab und zu eine Tendenz zur gegenseitigen Verschmelzung bemerken, die ihre stärkste Ausprägung in den bekannten Zickzack-Bändern der *Vipera*- und *Natrix*-Arten hat. Auch bei den komplizierteren Elementen kann man eine derartige Verschmelzungstendenz sogar innerhalb einer Art beobachten: *Bitis cornuta* (Abb. 113—115).

Alle diese Varianten führen zur Verschmelzung mit den Elementen der Lateralsysteme und damit schließlich zur Querstreifenbildung [z. B. *Elaphe cantortis* (Abb. 39m) und die *Micrurus*-Arten].

Aus den verschiedenen Verschmelzungsprozessen der Musterelemente kann durch weitere Ausbreitung des Pigments die sogenannte „Umkehr“ des Musters zustande kommen. Viele Muster der *Python*-Arten zeigen diese Erscheinung, außerdem auch einige von *Oligodon* und anderen Arten [z. B. *Python amethystinus* (Abb. 6), *P. spilotes* (Abb. 9, 11, 12), *P. sebae* (Abb. 13m), *Elaphe novae-hispaniae* (Abb. 53), *E. corais* (Abb. 49), *Oligodon everetti* (Abb. 66)].

Geht diese Entwicklung nun weiter, so kommt man zu Formen, die vollkommen einfarbig sind, so wie man sie bei verschiedenen Entwicklungsstadien von Arten der Gattung *Elaphe*, bei welchen die Adulttiere einfarbig dunkel sind, kennt [z. B. *Elaphe occipitalis*, *E. subradiatus* (Abb. 52)] oder wie sie sich durch das allmähliche Verschwinden der Zeichnung zum Hinterende hin ankündigt [z. B. *Elaphe quadrivirgatus* IV (Abb. 32), *E. radiatus* (Abb. 50, 51)].

Diese Beschreibung der Abwandlungen der Mustertypen soll nun nicht den Eindruck erwecken, als wären sie die einzigen Wege, die zu den verschiedenen Mustertypen führten. Es sind dies wohl Variationsweisen, deren Vorkommen durch charakteristische Musterausgestaltungen innerhalb einer Gattung oder einer Art, in verschiedenen Altersstadien und schließlich durch das Auftreten von zweierlei Mustertypen auf einem Individuum belegt erscheinen oder doch wahrscheinlich werden. Daß das aber anscheinend nicht die einzigen Wege sind, die zu den Mustertypen führen, zeigt u. a. die Gattung *Scaphiodontophis*, bei der die Entstehung der Querstreifenbildungen sehr schwer zu interpretieren ist, so daß ihre Deutung nur sehr vorläufig gegeben werden kann (s. dort!). Und es ist denkbar, daß man durch gründliche Untersuchung anderer Arten ebenfalls auf Verhältnisse stößt, die sich mit den oben beschriebenen Abwandlungen der Mustertypen nicht in Einklang bringen lassen und für die man ähnlich wie für *Scaphiodontophis*

andere Annahmen zu Hilfe nehmen muß. Trotz dieser Einschränkung glauben wir bestimmt, daß die Entwicklung der drei Mustertypen vorzugsweise nach diesen beschriebenen Wegen gegangen ist, und daß Abweichungen dem gegenüber Ausnahmen bilden.

Ein denkbarer Zusammenhang zwischen den 5 Ausfärbungstypen ließe sich nach unserer Auffassung etwa wie folgt skizzieren. Die oben erwähnte sekundäre Einfarbigkeit, die als extremer Fall von Verschmelzung dunkler Musterelemente beschrieben wurde, ist verhältnismäßig selten. Ihr gegenüber muß die Einfarbigkeit vieler Schlangen als primär aufgefaßt werden. Ungefähr ein Drittel (s. hierzu auch S. 520) aller Schlangen — und zwar ganze Gattungen und sogar Familien — sind in allen Stadien einfarbig (d. h. dorsal dunkel, ventral hell). Diese Familien stehen systematisch tief. Primäre Einfarbigkeit ist durch gleichmäßige Verdunkelung der gesamten Oberseite entstanden zu denken. Von ihr aus läßt sich durch Aufhellung die Schuppenzeichnung, eine ganz eigene Gruppe von Musterbildungen ableiten (ungefähr 4,2% aller Ausfärbungstypen). Die Zeichnungen und Symmetrien sind bei Schuppenzeichnung durch die regelmäßige Anordnung der Schuppen bedingt. Es kann etwa jede Schuppe eine gleichmäßige Zeichnung, z. B. einen zentralen hellen Fleck tragen: die Schlange erscheint gesprenkelt. Oder jede Schuppe kann einen schmalen dunklen Mittelstreifen tragen, und im ganzen gesehen werden eine große Anzahl schmaler Längsstreifen hervorgebracht. Oder es können nur bestimmte Schuppen eine solche Zeichnung aufweisen. Ob sich auf diese Weise weitere Muster von Schuppenzeichnung — oder gar schuppenunabhängige Muster — ableiten lassen, wäre noch besonders zu untersuchen.

Wollte man primäre Einfarbigkeit den Längsfleckensystemen (und damit den 3 Mustertypen) zugrunde legen, so müßte man wahrscheinlich von (hypothetischen) dorsal und ventral hellen Schlangen ausgehen und mit *dunkler* Schuppenzeichnung auf *hellem* Untergrund überleiten. Von diesen dorsal und ventral hellen Schlangen könnte man sich in anderer Richtung die primär einfarbigen (dorsal dunklen) Schlangen und solche mit heller Schuppenzeichnung auf dunklem Untergrund abgeleitet denken. Die primär einfarbigen (dorsal dunklen) Schlangen selbst kommen als Ausgangspunkt für alle Ausfärbungstypen wohl nicht in Frage.

Ein Vergleich dieser Auffassungen mit dem Stammbaum der rezenten Familien von BELLAIRS und UNDERWOOD (1951) (Abb. 125) zeigt, daß die systematisch tiefstehenden Familien (*Anilidae*, *Leptotyphlopidae*, *Uropeltidae*, *Typhlopidae* und *Xenopeltidae*) vorwiegend primär einfarbig (dorsal dunkel, ventral hell) sind oder Schuppenzeichnung tragen. Der Grad der Spezialisierung (gegenüber den primitiven Merkmalen)

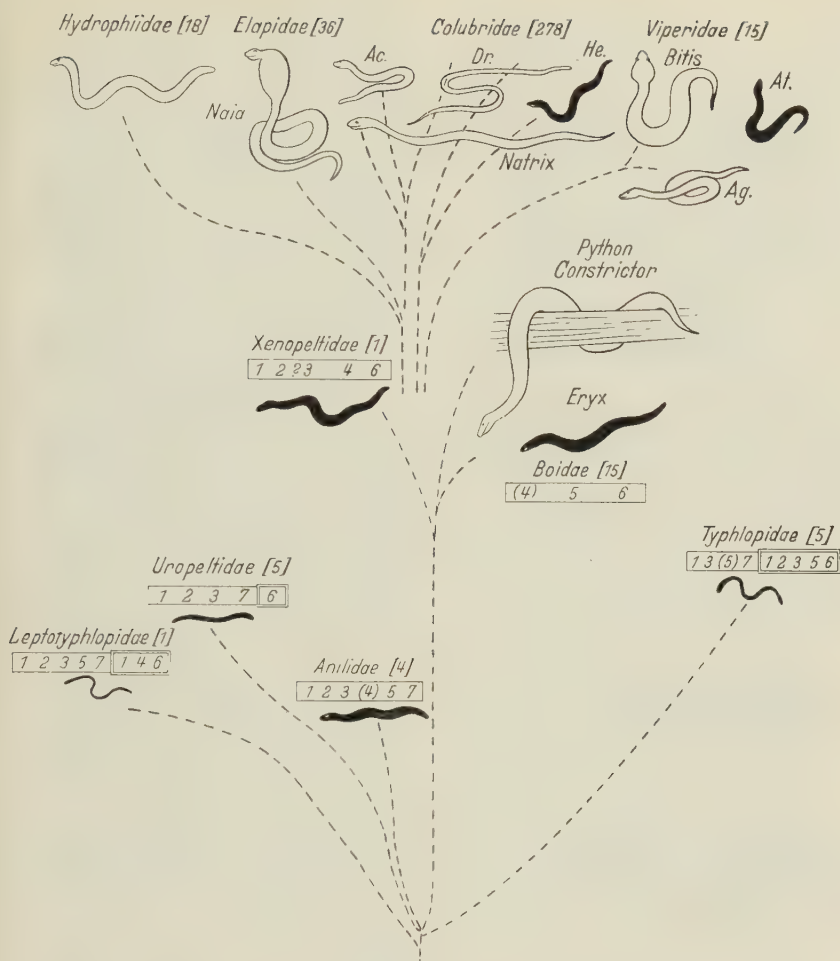


Abb. 125. Übersicht über die Anpassungsformen und die vermutlichen phylogenetischen Beziehungen der lebenden Schlangen. Der Spezialisationsgrad der einzelnen Familien wird durch die Entfernung der Figuren von der Mittellinie angedeutet, wobei die wenigen spezialisierten Gruppen in die Nähe der Mittellinie gestellt sind. Teilweise oder vollständig grabende Typen sind schwarz gezeichnet, erd- oder baumlebende Formen nur im Umriß; die großen Boidae, wie *Python* und *Constrictor*, sind amphibisch und baumlebend, die *Hydrophiidae*, *Acrochordus* und *Agkistrodon* sind ganz oder teilweise wasserlebend. Die Ziffern in den eckigen Klammern nach den Familiennamen bezeichnen die annähernde Zahl der Gattungen der betreffenden Familie (hauptsächlich nach SCHMIDT 1950). Ziffern in Rechtecken mit einfachem Rand (nur bei primitiven Familien) bezeichnen Merkmale, die als primitiv angesehen werden (s. unten), Ziffern in Rechtecken mit doppeltem Rand bezeichnen abweichende Merkmale. Eingeklammerte Ziffern in Rechtecken bezeichnen Merkmale, die nur bei einzelnen Gliedern der Familie vorkommen. — Abkürzungen der Gattungsnamen an den Figuren: *Ac.*, *Acrochordus*; *Ag.*, *Agkistrodon (piscivorus)*; *Al.*, *Atractaspis*; *Dr.*, *Dryophis*; *He.*, *Heterodon*. — Merkmale die als primitiv angesehen werden: 1. Unterkiefer ziemlich fest mit der Schädelkapsel verbunden und Quadratum kurz, der Mund kann verhältnismäßig wenig aufgesperrt werden. 2. Prämaxillare und Maxillare stoßen aneinander oder bilden eine Naht. 3. Coronoid vorhanden. 4. Zähne auf dem Prämaxillare vorhanden. 5. Beckenrudimente vorhanden. 6. Linke Lunge verhältnismäßig groß. 7. Ventralschuppen nicht zu Bauchschildern vergrößert. — Merkmale, die als entwickelt angesehen werden: 1. Ectopterygoid fehlt. 2. Supratemporale fehlt. 3. Maxillare querlaufend. 4. Maxillarzähne fehlen. 5. Zähne auf dem Dentale fehlen. 6. Zähne auf dem Palatinum und dem Pterygoid fehlen. (Nach BELLAIRS und UNDERWOOD, 1951.)

wird in der Abbildung durch die Entfernung von der Mittellinie ausgedrückt.

Nach diesem Stammbaum sind die 4 im System hochstehenden Familien (*Colubridae*, *Elapidae*, *Hydrophiidae*, *Viperidae*) nicht direkt aus den ersteren hervorgegangen. Dies entspricht unserer Auffassung, daß eine Ableitung der Längsfleckensysteme von primärer Einfarbigkeit (dorsal dunkel, ventral hell) nicht anzunehmen ist. Wir verwiesen auf eine hypothetische Ausfärbungsweise (dorsal und ventral hell).

Die gattungsreichste Familie der Schlangen, die *Colubridae*, stehen um die Mittellinie. Hier treten *alle* Ausfärbungstypen auf. Die drei anderen Familien, *Elapidae*, *Viperidae* und *Hydrophiidae* befinden sich daneben weiter von der Mittellinie entfernt. Sie besitzen vornehmlich ganz dem entsprechend charakteristische, hoch zu bewertende Mustertypen: *Elapidae*: Querstreifen, *Viperidae*: besonders geformte, in den einzelnen Arten jeweils ganz verschiedene und sehr symmetrische Musterelemente. Die *Hydrophiidae* zeigen im Zusammenhang mit ihrer Körperform besonders kontrastreiche Zeichnungen. Diese muß demnach mehreren parallelen primitiv bleibenden Linien zugrunde gelegt werden, ebenso wie die Schuppenzeichnung, welche noch bei den *Colubridae* auftritt.

Den *Boidae* entspricht im System eine Mittelstellung. Diese wurde ihnen schon von BOULENGER (1893—96) zugesprochen. Sie zeigen gewisse entwickelte Merkmale, haben aber ein Minimum von abweichender Spezialisierung erlitten; stehen demnach nahe der Mittellinie. Die Ausgestaltung ihrer Muster, die durch die vielseitigen Verschmelzungsprozesse und dadurch weniger streng symmetrische Ausbildung ausgezeichnet ist, deutet auf abgeleitete Formen hin.

2. Jugendmuster.

Im Anfang der speziellen Untersuchungen wurden die 3 verschiedenen Möglichkeiten, die bei Schlangen ein Jugendmuster darstellen können, erwähnt. Soweit es in dieser Arbeit möglich war, die verschiedenen Altersstadien der Schlangen zu untersuchen, ist im einzelnen zu sagen: Die Mehrzahl der arttypischen Ausfärbungsweisen ist schon in der Jugend, d. h. beim Schlüpfen sichtbar. Auch das Studium der embryonalen Entwicklung des Musters der Ringelnatter und das von Embryonalstadien von *Boa imperator* (Abb. 20) (es wurde das erste Auftreten von Pigment beobachtet) zeigte, wenn das erste Pigment in der Haut sichtbar wird, in beiden Fällen die Anlage des Musters in arttypischer Weise.

Ein Jugendmuster, das zwar zum gleichen Mustertyp wie das Adultmuster gehört, aber doch dem Grundplan des Adultmusters mehr ent-

spricht, kommt für einige Arten in Betracht. Außer der Ausgestaltung des Jugendmusters bei *Bitis caudalis* (Abb. 117) soll nun noch auf die zweier *Python*-Arten, *P. molurus* (Abb. 2) und *P. curtus* (Abb. 15) eingegangen werden. Sie bestehen bei der ersten Art aus 5 und bei der zweiten aus 3 Längsreihensystemen von mehr oder weniger speziell geformten Flecken. Die Jugendmuster der beiden Arten und auch *Bitis caudalis* sind als Vorstufen des Adultmusters zu betrachten, da das Adultmuster nur durch geringfügige Abwandlungen aus ihnen hervorgeht. Ebenso müssen sie als Grundplan für eine beträchtliche Zahl von Mustern angesehen werden.

Ein Jugendmuster, das dem Adultmuster gegenüber einen eigenen Typ darstellt und dem oben erwähnten Grundplan entspricht, zeigt *Elaphe quatuorlineatus* (Abb. 42). Bei dieser Art tritt in der Jugend ein typisches fünfzeihiges Fleckensystem auf. Hat das Tier die Größe von etwa 1 m erreicht (Angabe nach C. STEMMER), dann schwinden diese Flecken allmählich und gleichzeitig treten 4 Längsstreifen auf, von denen die beiden mittleren der a-Zone und die beiden äußeren der b-Zone zuzurechnen sind. Im Laufe des Wachstums geht so aus dem Jugendmuster ein vollkommen neuer Typ hervor.

Die Möglichkeit, das Jugendmuster als transitorische Sonderbildung aufzufassen, fällt bei Schlangen fort. Keinem der untersuchten Jugendmuster konnte ein derartiger Wert zugesprochen werden.

3. Die morphologische Bedeutung des Musters.

Es ist auffallend, daß bei manchen Gattungen der Schlangen die Zeichnungen ziemliche Unterschiede in ihrem Verlauf vom Kopf bis zum Schwanz zeigen, die sich der Erscheinung nach in 2 Gruppen ordnen lassen.

I. Das Muster zeigt *cephal* primären Charakter. In der Gattung *Elaphe* tritt z. B. bei vielen Arten auf dem vorderen Teil des Körpers der nach unseren Annahmen primitivere Teil des Musters auf; also Flecken gegenüber Längs- oder Querstreifen hinten, oder „Umkehr“ und Einfarbigkeit hinten. Auch bei einigen *Python*-Arten, *P. molurus* IV (Abb. 5), *P. curtus* I (Abb. 15) und tw. *P. sebae* I (Abb. 13 v) tritt vorn deutlich das dem Grundplan näherstehende Muster auf, während es zur Mitte hin weitgehende Verschmelzungen zeigt.

II. Das Muster zeigt *caudal* primären Charakter. Die Arten der Gattungen *Dipsas* und *Homeroseps lacteus* weisen gerade den umgekehrten Aspekt auf; vorn treten die Musterelemente als wohlgeformte, über die a- und b-Zone oder gar c-Zone miteinander verschmolzene Gebilde auf, während sie sich nach hinten mehr oder weniger den einzelnen Zonen gemäß auflösen.

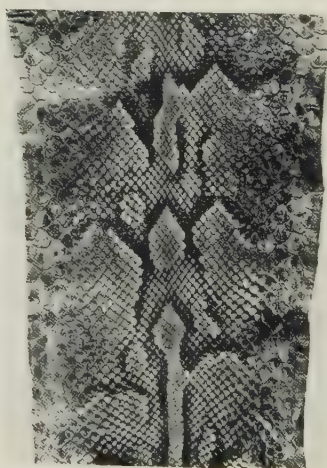
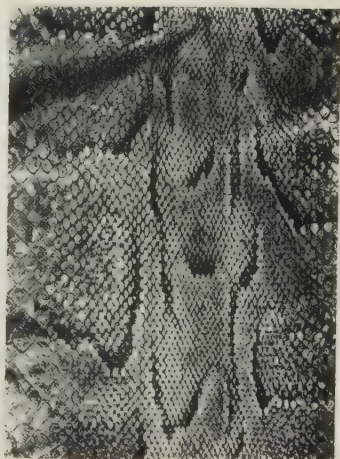
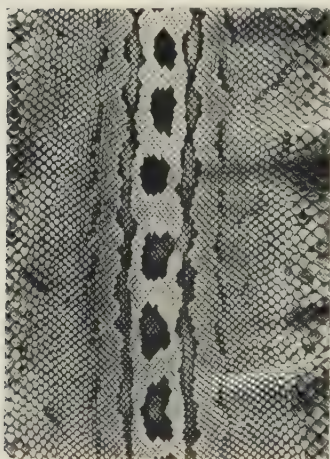
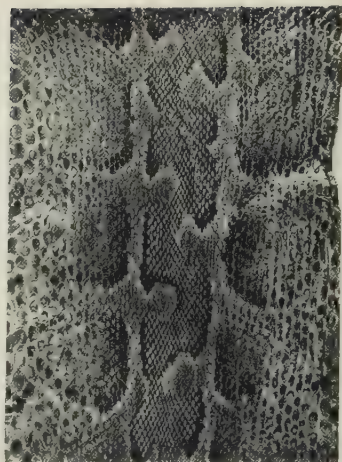


Abb. 126 v, m, h. *Python sebae* ($\frac{1}{6}$ nat. Größe). Ausschnitte aus der Haut eines 2,40 m langen Tieres.

Abb. 127 v, m, h. *Python sebae* ($\frac{1}{6}$ nat. Größe). Ausschnitte aus der Haut eines 4,00 m langen Tieres.

By permission of the British Museum (Natural History).

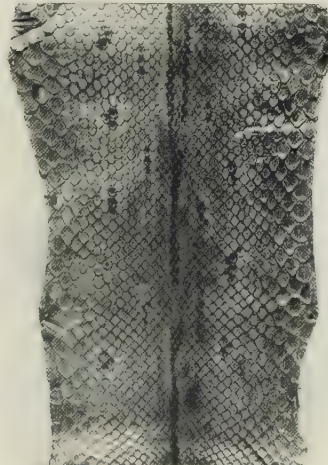
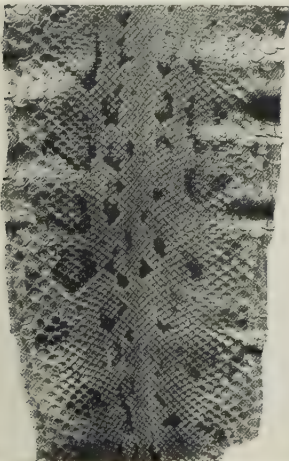
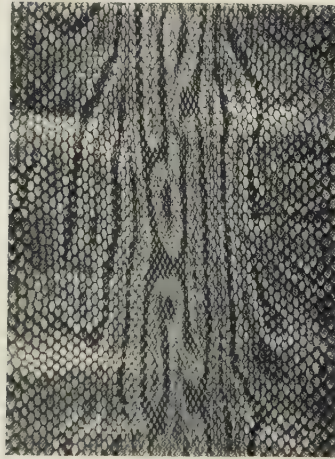
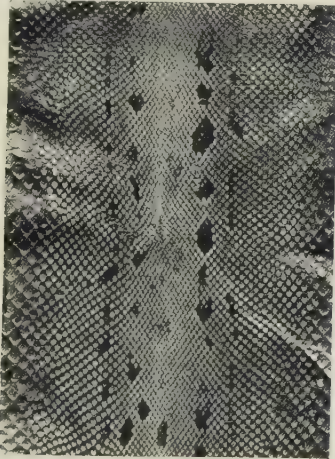
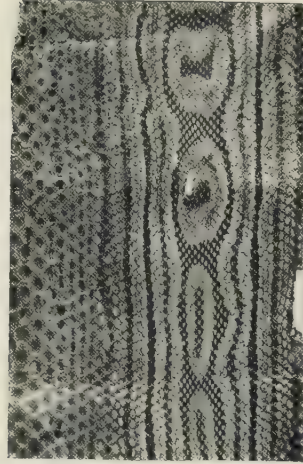
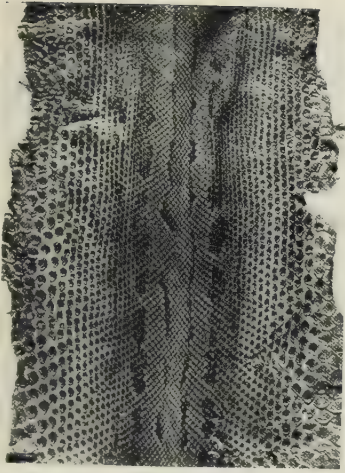


Abb. 128 v, m, h. *Python sebae* ($\frac{1}{5}$ nat. Größe). Ausschnitte aus der Haut eines etwa 3,00 m langen Tieres.

Abb. 129 v, m, h. *Python sebae* ($\frac{1}{5}$ nat. Größe). Ausschnitte aus der Haut eines 4,00 m langen Tieres.

By permission of the British Museum (Natural History).

Über den hier erwähnten, polaren Gegensatz der Lage der primitiveren Muster hinaus läßt sich ein höheres Prinzip der Gestaltung feststellen: in beiden Fällen ist das Muster des vorderen Teils von regelmäßigerem und ornamentalerem Charakter als das der hinteren Zone. Somit kommt dem Vorderpol des Körpers eine besondere Bedeutung zu; es besteht ein Gradient der morphologischen Wertigkeit des Musters. Als ein derartiges Abfallen in der Wertigkeit des Musters könnte man auch die nur schwarz und gelb gezeichneten Schwänze der dreifarbigigen *Micrurus*-Arten verstehen.

Nur ausnahmsweise scheint das Muster auf der mittleren Körperzone ein ursprünglicheres wie auch regelmäßigeres Aussehen zu besitzen. *Python reticulatus* (Abb. 18, 19) sicher, *P. sebae* II (Abb. 14) und eventuell *Elaphe lineaticollis* (Abb. 41) wären hierher zu rechnen.

Analog der Wertigkeit des Musters, die sich in seinem Verlauf von vorn nach hinten ausdrückt, kann man die der dorsalen Zone zu den lateralen Zonen auffassen. Hier befindet sich, wie schon auf S. 519 erwähnt wurde, der höchste Grad von Symmetrie immer dorsal.

4. Die ökologische Bedeutung des Musters.

Da optische Fernorientierung (verglichen mit olfaktorischen und Erschütterungsreizen) bei Schlangen nur eine geringe Rolle spielt, kann man wohl ausschließen, daß Schlangen gegenseitig ihre Muster erkennen. Ihr Verhalten als Lauertiere macht dies außerdem unwahrscheinlich. Von einer Rolle des Musters als Artsignal, wie man sie bei Vögeln oder Fischen — bei ausgesprochen fernorientierten Tieren — findet, darf man also hier nicht sprechen.

Eine ökologische Bedeutung der Färbung im Leben der Tiere muß also eher in ihrer Rolle als Schutz- oder Warnfarbe liegen, wobei unter die Schutzfunktionen auch das Vermögen, Vortäuschungen zustande zu bringen, gehört. Auch die bei einigen Schlangen beobachtete Köderfunktion des Schwanzes muß als Ausnützen einer auffälligen Färbung hierher gerechnet werden.

Eine Schutzfunktion des Musters ist bei einfarbigen Schlangen in weitem Umfang anzunehmen. Den kompliziert gezeichneten Mustern kann man nach unserer Auffassung einen solchen Sinn wohl auch zumessen, vorausgesetzt, daß man in einer solchen Funktion nicht die einzige Bedeutung des Musters sieht. H. B. CORR (1940) sagt z. B., daß Muster, die — wie wir es nannten — das Phänomen der *Grenzfarbsteigerung* besitzen, den höchsten Grad der „disruptive function“ zeigten, weil sie es am besten vermögen, eine Fläche aufzulösen. Dazu ist zu sagen, daß jedes dieser auffälligen Muster zwar in bestimmter Umgebung flächenauflösend wirken kann, aber man kann sich auch vorstellen, daß

dasselbe Muster in einer anderen Umgebung seine Eigengestalt gerade ganz besonders hervortreten läßt. Disruptive Funktion ist somit nur *ein* in bestimmter Umgebung möglicher Effekt des Musters. Die ungeheuerere Mannigfaltigkeit von eigenartigen Mustern wird jedoch damit noch nicht erklärt. Der „disruptive“ Effekt hat vielleicht einen Selektionswert in bestimmten Milieu, doch ist damit keine Erklärung der Eigenart und der Mannigfaltigkeiten in der ganzen Gruppe eines Musters gegeben.

Eine Ausdrucksfunktion muß man dagegen unstreitig gewissen Zeichnungen zumessen, nämlich Zeichnungen des Schwanzes zur Warnung oder Täuschung.

MERTENS (1946) gibt an, daß bei gewissen Schlangen die Schwanzenden besonders kräftig (weiß, gelb, grünlich-gelb, orange, rot oder schwarz) gefärbt sind. Es sind dies Arten, die hauptsächlich der Familie der *Boidae* (z. B. *Tropidophis* und *Boa imperator*, *B. constrictor*) und der *Viperidae* (z. B. *Vipera berus*, *V. ammodytes*, *Trimeresurus albolabris*, *T. gramineus* und *Agkistrodon*) angehören. In der Jugend sowie auch im Alter bewegen diese Schlangen ihren Schwanz bei Erregung oder mitunter auch zum Ködern lebhaft hin und her. Ferner ist noch ein schwer zu deutender Fall zu erwähnen, bei dem ein Körperteil, der durch die Lebensweise hervorgehoben wird, auch durch die Zeichnung ausgeprägter wird: Die *Hydrophiidae* besitzen einen lateral abgeplatteten Ruderschwanz, der durch besonders kontrastreiche Zeichnungen gegenüber dem Körper hervorgehoben wird.

Bei einigen Arten der Gattung *Agkistrodon* (*Viperidae*) ist eine Köderfunktion von verschiedenen Forschern beobachtet worden. DITMARS (1939) gibt an, daß der Schwanz der jungen *A. contortix* im Gegensatz zu dem sonst mit dunklen Musterelementen gezeichneten Körper, gelb ist, diese Farbe aber im dritten Jahr verliert. Möglicherweise wird der so gezeichnete Schwanz dazu benutzt, Frösche anzulocken. Bei den Arten *A. bilineatus* und *A. hypnale* wurde nun von anderen Forschern direkt die Beobachtung gemacht, daß sie es vermögen, mit dem wurmähnlichen Schwanz durch bestimmte Stellung und Bewegung Frösche und Eidechsen anzulocken. Für *A. cantortix* und *A. piscivorus* bestehen Hinweise, daß dieses Phänomen dort ebenfalls auftritt.

Eine gleiche Ausfärbung des Schwanzes mit ähnlichem Verhalten wurde auch bei den Jungtieren von *Bothrops atrox* (*Viperidae*) festgestellt. BURGER und SMITH (1950) konnten aber zeigen, daß es sich hier um einen Sexualdimorphismus handeln müsse, indem nämlich der Schwanz der Weibchen nur im letzten Drittel etwas heller gefärbt war, während der der Männchen vollständig leuchtend gelb gezeichnet war. Auch bestand das Futter dieser jungen Schlangen nicht nur aus Eidechsen oder Fröschen, sondern sie nahmen auch andere kleine Schlangen zu sich. Die charakteristischen Bewegungen des Schwanzes, wie sie bei *Agkistrodon* beobachtet wurden, sind hier ebenfalls nicht vorhanden.

Durch intensive Ausprägung des Schwanzpols in Verbindung mit einem noch spezifischeren Verhalten kommt etwas wie Kopfmimikry zustande. Der Schwanz ahmt in seiner Ausfärbung wie auch in seinem Verhalten den Kopf nach (z. B. *Apostolepis ambinigra* und verschiedene Arten der Gattung *Typhlops* und *Leptotyphlops*).

Als Warnsignal kann der Schwanz bei kryptisch gefärbten Schlangen gelten. Sie heben in Gefahr ihre lebhaft gefärbte Schwanzunterseite empor (*Maticora intestinalis*).

Von einer entsprechenden Bedeutung der Zeichnung des Vorderendes der Schlange kann man nicht sprechen. Einzig das Vermögen einiger Arten, ihre Halsregion mehr oder weniger stark aufzublähen, wodurch die zwischen den Schuppen liegende lebhaft gefärbte Schuppenzwischenhaut sichtbar wird, ist als Warnsignal zu deuten. Diese Erscheinung beruht aber nicht auf der Hautzeichnung der Schlange allein, sondern kommt erst durch besondere Bauverhältnisse und einem darauf abgestimmten, spezifischen Verhalten zustande.

Zusammenfassung.

1. Die Schlangen von ungefähr 1100 Arten aus sämtlichen Familien werden in den Sammlungen des Natur-Historischen Museums in Basel, des Senckenbergischen Museums in Frankfurt und des Britischen Museums in London durchgesehen. Eine Auswahl von 11 Gattungen wird näher beschrieben. Gattungen mit uniformer Ausfärbungsweise werden nicht weiter analysiert. Die bei ihnen vorkommenden Ausfärbungs- und Mustertypen werden im Rahmen der übrigen Gattungen berücksichtigt.

2. Die Gattungen *Python*, *Boa*, *Elaphe*, *Oligodon*, *Dipsas*, *Sibynophis*, *Scaphiodontophis*, *Micrurus*, *Homoroselaps*, *Pelamis* und *Bitis* wurden in möglichst vollständigem Umfange, einschließlich individueller Variationen und der Jugendkleider für eine vergleichende Untersuchung herangezogen.

3. Wir teilen die Ausfärbungsweisen in 5 Ausfärbungstypen ein: *Einfarbigkeit*, *Schuppenzeichnung*, *Längsfleckenreihen*, *Querstreifen* und *Längsstreifen*. Die letzteren drei fassen wir als Mustertypen zusammen.

4. Die 3 Mustertypen werden von einem sechserhigen Längsfleckensystem dunkler Musterelemente abgeleitet. Querverschmelzungen der Elemente in den einzelnen Zonen führen zu Querstreifen, Längsvererschmelzungen der Elemente führen zu Längsstreifen. Vereinigung der beiden Dorsalzonen führt zu einem fünferhigen Längssystem. Schwund der Lateralsysteme kann bis zu einem einreihigen Längsfleckensystem führen. Vergrößerungen der dunklen Musterelemente führen zur Umkehr der Muster in solche mit hellen „Musterelementen“ auf dunklem „Grund“. Ausbreitung der Musterelemente über die ganze Schlange führt zu einfarbig dunklen Schlangen.

5. Die Ableitung der Mustertypen wird belegt durch: a) Muster von Jugendstadien, b) Abwandlungen des Musters über den Längslauf des Körpers, c) Variationen des Musters innerhalb einer Art, d) Vergleich verschiedener Arten innerhalb einer Gattung.

6. Die Muster der Gattungen *Python* und *Boa* werden auf ein fünferhiges Längsfleckensystem zurückgeführt. Verschmelzungen von Musterelementen bei Adulttieren führt zu der Annahme, daß Fleckensysteme phylogenetisch primär sind vor Längs- und Querstreifensystemen. Das Muster von *Python reticulatus* ist als stark abgeleitet aufzufassen.

7. Die Muster der Gattung *Elaphe* zeigen den Übergang von 6 Längsfleckenreihen erstens zu Querstreifen, zweitens zu Längsstreifen und drittens zu dunkler Einfarbigkeit. Die Längsfleckenreihen sind als phylogenetisch primär aufzufassen. Hierfür werden Jugendstadien von *Elaphe quatuorlineatus* herangezogen, sowie Abwandlungen des Musters über die Körperregionen bei *E. rufodorsata*, *E. helena* und *E. taeniurus*.

8. Die Gattung *Oligodon* zeigt Übergänge von kaum sichtbaren Musterelementen zu Querstreifensystemen, Längsfleckensystemen und Längsstreifensystemen. Die Längsstreifensysteme von *O. dorsalis*, *O. catenata*, *O. hamptoni* und *O. erythrogaster* können so interpretiert werden, daß sich die b- oder c-Zonen-Streifen teilen und dadurch die Vervielfachung der Längsstreifen von 4 über 6 und 10 zu 12 Längsstreifen zustande kommt.

9. Die Gattung *Dipsas* zeigt eine Aufteilung einheitlicher Dorsalflecken in 2 und 4 Fleckenreihen über den Körper von vorn nach hinten. Das Muster der kaudalen Zonen muß gegen die allgemeine Regel als ursprünglicher als das Muster der kranialen Zonen aufgefaßt werden. Die kranialen Zonen sind aber trotzdem regelmäßiger als die kaudalen, wie es auch sonst der Fall ist, wenn sie als ursprünglicher aufgefaßt werden.

10. Die Aufteilung der alten Gattung *Sibynophis* in die neuen Gattungen *Sibynophis* und *Scaphiodontophis* auf Grund der Bezahnungsverhältnisse durch TAYLOR und SMITH wird durch die Vergleichung der Muster bestätigt. Übergangsbildungen der Zahnbildungen und Übergangsbildungen der Muster gehen parallel. Jedoch sind entgegen den Auffassungen von TAYLOR und SMITH die kranialen Doppelbandmuster als phylogenetisch abgeleitet anzusehen. Das kaudale dreireihige Längsfleckensystem wird von uns als ursprünglich angesehen.

11. Die Gattung *Micrurus* zeigt Übergänge von einem Längsfleckensystem über einfache Querstreifen zu mehrfarbigen Querstreifensystemen. Die Dreiergruppen einerseits und das Alternieren von schmalen und breiten Querstreifen andererseits lassen sich von einfachen dreifarbigen Querstreifenmustern ableiten. Die Ergebnisse der vergleichend morphologischen Untersuchungen stimmen mit den Verhältnissen in der geographischen Verbreitung überein.

12. Die Gattung *Pelamis* zeigt Schlangen, deren Schwanzregionen Musterabwandlungen aufweisen. Sie lassen keine Schlüsse auf ursprüngliche Verhältnisse zu, sondern sind als sekundär aufzufassen und stehen wahrscheinlich mit der lateralen Abplattung des Ruderschwanzes in Zusammenhang.

13. Die Muster der Gattung *Bitis* lassen sich auf 6 Längsfleckensysteme zurückführen und zeigen den Übergang zu einer verschmolzenen

a-Zone. Die hochgradig ornamentalen Muster von *Bitis gabonica* und *B. nasicornis* zeigen 5 Längsfleckensysteme. *Bitis arietans* zeigt die Abwandlung eines keilförmigen Musters aus 2 verschmolzenen a-Zonen zu teilweise sehr unregelmäßigen dorsalen Musterelementen.

14. Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchungen der einzelnen Gattungen werden mit dem Stammbaum der Schlangen von BELLAIRS und UNDERWOOD in Beziehung gesetzt. Systematisch tiefstehende Familien (*Anilidae*, *Leptotyphlopidae*, *Uropeltidae*, *Typhlopidae* und *Xenopeltidae*) sind vorwiegend primär einfarbig oder tragen Schuppenzeichnung. Die systematisch hochstehenden Familien (*Colubridae*, *Elapidae*, *Hydrophiidae* und *Viperidae*) vereinigen die von uns als Mustertypen angesprochenen komplizierteren Ausfärbungsweisen. Bei den *Colubridae* treten alle Ausfärbungstypen auf, die *Elapidae* besitzen vorwiegend Querstreifen, die *Viperidae* besonders geformte, im einzelnen ganz verschiedene, sehr symmetrische Muster (*Bitis*). Daneben kommen in diesen Familien auch primäre Einfarbigkeit und Schuppenzeichnung vor.

15. Es werden Fälle von Jugendmustern beschrieben, die als Grundpläne der adulten Muster gelten können (*Bitis caudalis*, *Python molurus*, *Python curtus*) und Fälle, bei denen das Adultmuster dem Jugendmuster gegenüber einen eigenen Typ darstellt, letzteres entspricht jedoch dem allgemeinen Grundplan von 5 Fleckenreihen (*Elaphe quatuorlineatus*, *Simotes torquatus*).

16. Das Muster einer Schlange kann *cephal* primären Charakter tragen (viele Arten der Gattung *Elaphe*, *Python molurus*, *Python curtus*, *Python sebae*). In anderen Fällen ist das Muster einer Schlange *caudal* als primär aufzufassen (die Arten der Gattung *Dipsas* und *Homoroselaps lacteus*). Stets ist das Muster *cephal* regelmäßiger und ornamentaler.

Die dorsalen Zonen weisen gegenüber den lateralen stets den höchsten Grad der Symmetrie und die stärksten Kontraste auf.

17. Angaben über die ökologische Bedeutung des Musters bei einigen Schlangenarten werden nach der Literatur kurz referiert.

Literatur.

- BELLAIRS, A. D. A., and GARTH UNDERWOOD: The Origin of Snakes. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **26**, No 2 (1951). — BOULENGER, G. A.: Catalogue of Snakes in the British Museum London. (Es wurde das Exemplar im Natural History Museum in London benutzt, in welchem Änderungen oder neu beschriebene Arten fortlaufend eingetragen werden.) 1893—96. — BURGER, W. L., and PH. W. SMITH: The Coloration of the Tail Tip of Young Fer-de-Lances. Science (Lancaster, Pa.) **13** (1950). — BUYTENDIJK, FR. J. J.: Anschauliche Kennzeichen des Organischen. Philos. Anz. **2**, H. 4 (1928). — Wege zum Verständnis der Tiere. Zürich/Leipzig 1938. — COTT, H. B.: Adaptive Coloration in Animals. London 1940. — DITMARS, R. L.: Reptiles of North America. 1939. — GROSSER, O.: Metamere Bildungen in der Haut der Wirbeltiere. Z. wiss. Zool. **80** (1906). — HAECKER, V.:

Entwicklungsgeschichte und Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik). Jena 1918. — HENKE, K.: Zur Morphologie und Entwicklungsphysiologie der Tierzeichnungen. Naturwiss. **1933**, H. 35, 36, 37 u. 38. — HÖRSTADIUS, S.: The Neural Crest. Oxford 1950. — MAHENDRA, B. CH.: Some Remarks on the Phylogeny of the Ophidia. Anat. Anz. **86**, 321 (1938). — MERTENS, R.: Über die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. **1946**. — PETERS, H. M.: Grundfragen der Tierpsychologie. 1948. — PORTMANN, A.: Die Tiergestalt. Basel 1948. — Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel 1948. — RAWLES, M. E.: Origin of Melanophores. Physiologic. Rev. **28**, 4 (1948). — SCHMIDT, K.: Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist. **12**, No 10 (1925). — Preliminary Account of the Coral Snakes of Central America and Mexico. Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist. **1933**. (Mit weiteren Literaturangaben.) — Preliminary Account of the Coral Snakes of South America. Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist. **20** (1936). (Mit weiteren Literaturangaben.) — SMITH, M. A.: The Fauna of British India, Bd. III, Serpentes. London 1943. — STEMLER-MORATH C.: Freundschaft mit Tieren. Erlenbach-Zürich: Eugen Rentsch 1941. — SÜFFERT, F.: Phänomene visueller Anpassung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **26**, H. 1/2 (1932). — TAYLOR and SMITH: A Review of American Sibynophine Snakes, with a Proposal of a New Genus. Univ. Kans. Sci. Bull. **1943**. — WERNER, F.: Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen. Wien 1890. — Untersuchungen über die Zeichnungen an Wirbeltieren. Zool. Jb., Abt. System, Ökol. u. Geogr. **6**, (1892); **7** (1894). — Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. Biol. Zbl. **1902**. — WETTSTEIN, O.: Stammesgeschichtlich interessante Schlangen-Abberationen. Biol. generalis (Wien) **5** (Liefg. 3), 411 (1929). — WOLF, K. L.: Symmetrie und Polarität. Studium gen. **2**, H. 4/5 (1949). — ZENNECK, J.: Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Z. wiss. Zool. **58** (1894).

Dr. MARIANNE V. HARNACK, Tübingen, Hirschauer Str. 3.

Curriculum vitae.

Ich, MARIANNE, Margarete, Bertha, Amalie VON HARNACK wurde am 7. August 1925 als Tochter des AXEL VON HARNACK und der HEDWIG, geb. THIENEMANN, in Berlin geboren. Ich bin deutsche Staatsangehörige. Meine Eltern wohnen zur Zeit in Tübingen. Mein Vater ist dort Bibliotheksrat an der Universitätsbibliothek und Dozent an der Universität.

Von 1936 an besuchte ich in Berlin das Königin-Luise-Lyzeum sowie die Gertrud-Stauffacher-Schule (Oberschule für Mädchen) bis zum Sommer 1943. Sodann wurde ich im Zuge der Evakuierung aus Berlin in die Oberschule für Mädchen in Plauen (Vogtland) aufgenommen, an welcher ich im Frühjahr 1944 das Abiturientenexamen ablegte. Anschließend daran wurde ich zum Arbeitsdienst eingezogen, dem ich bis zum April 1945 angehörte.

Als im November 1945 die Universität Tübingen wieder geöffnet wurde, begann ich dort mit dem Studium der Naturwissenschaften. Im Sommersemester 1948 war ich an der Humboldt-Universität in Berlin immatrikuliert und im Wintersemester 1948/49 setzte ich mein Studium an der Universität in Basel fort. Vorlesungen und Übungen habe ich besucht bei den Herren Professoren BACK, BÜNNING, BUTENANDT, ERLÉNMEYER, GEIGER-HUBER, GEIGY, HANDSCHIN, HARTMANN, HEDIGER, HEITZ, HERTER, KAMKE, KNOPP, KÖBERLE, KÜHN, LIEB, JASPERS, MIESCHER, MISLIN, PETERS, PORTMANN, SCHÜEPP, STEINBÜCHEL, STRESEMANN, THIELICKE, THILO, TOMCSIK, ULLRICH, WITTIG, ZIMMERMANN und bei Herrn Dr. LÜSCHER.

Die Dissertation wurde 1949 unter der Leitung von Herrn Professor PORTMANN begonnen und fertiggestellt.

